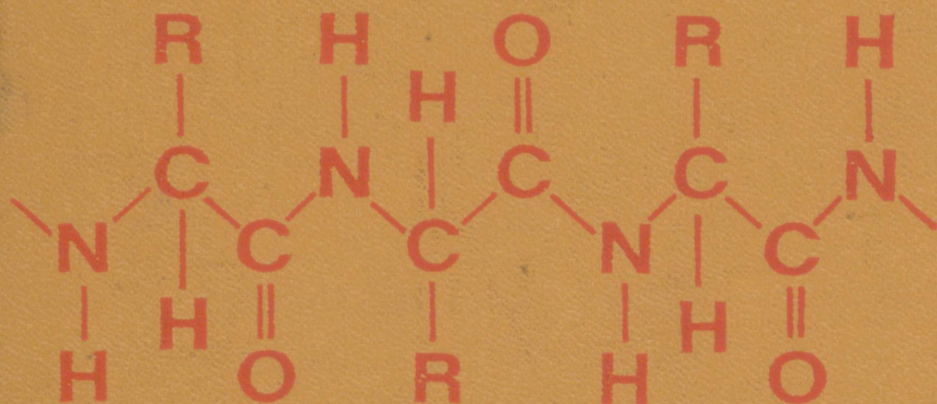


A. Männik

BIOKEEMIA



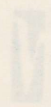
Na-

A. MÄNNIK

A. MÄNNIK
BIOKEEMIA

BIOKEEMIA

Teine, parandatud trükk



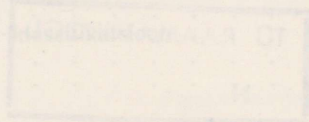
«VALGUS» · TALLINN 1973

Kaasa kujundatud T. A. V.

BIOKEEMIA

Teine, parandatud trükk

1	1
2	2
3	3
4	4
5	5
6	6
7	7
8	8
9	9
10	10
11	11
12	12
13	13
14	14
15	15
16	16
17	17
18	18
19	19
20	20
21	21
22	22
23	23
24	24
25	25
26	26
27	27
28	28
29	29
30	30
31	31
32	32
33	33
34	34
35	35
36	36
37	37
38	38
39	39
40	40
41	41
42	42
43	43
44	44
45	45
46	46
47	47
48	48
49	49
50	50
51	51
52	52
53	53
54	54
55	55
56	56
57	57
58	58
59	59
60	60
61	61
62	62
63	63
64	64
65	65
66	66
67	67
68	68
69	69
70	70
71	71
72	72
73	73
74	74
75	75
76	76
77	77
78	78
79	79
80	80
81	81
82	82
83	83
84	84
85	85
86	86
87	87
88	88
89	89
90	90
91	91
92	92
93	93
94	94
95	95
96	96
97	97
98	98
99	99
100	100



TARTU ÜLIKOOL
RAAMATUKORJA

«VALGUS» • TALLINN 1973

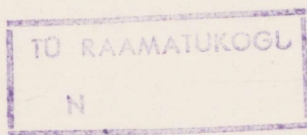
1973-10-12
1973-11-12-73

Kaane kujundanud T. Aru

Raamat annab ülevaate loomorganismides toimuvatest biokeemilistest protsessidest ja nende protsesside kulgemise seaduspärasustest kaasaegse teaduse valgusel. Raamat jaguneb kolmeks osaks. Esimeses osas käsitletakse loomorganismide keemilist koostist ja iseloomustatakse nende koostisse kuuluvaid aineid: süsivesikuid, rasvu, valke, vett, mineraalaineid, fermente, vitamiine, hormoone ning antibiootikume. Teine osa on pühendatud toidus leiduvate ainete seedumisele ja looma kehaomasteks aineteks muundumisele, kusjuures vaadeldakse süsivesikute, rasvade, valkude, mineraalide ja vee ainevahetust. Kolmandas osas käsitletakse vere, närvikoe, lihaskoe, uriini, piima ja munade keemiat.

Teose käsikirja retsenseerisid enne esimese trüki ilmumist prof. A. Siim, dots. H. Lind ja dots. L. Tähepõld ning enne teise trüki ilmumist täiendavalt dots. L. Tähepõld. Peale selle on teise trüki käsikiri läbi vaadatud ja heaks kiidetud EPA Zootehnikateaduskonna metoodikakomisjoni ning EPA teadusala prorektori N. Kozlovi poolt.

Raamat sobib EPA Veterinaaria- ja Zootehnikateaduskonna üliõpilastele, täiendavaks õppevahendiks liha- ja piimasaaduste tehnoloogiat õppivatele üliõpilastele ning ülevaate saamiseks loomade biokeemiast loomakasvatuse spetsialistidele.



TARTU ÜLIKOOLI
RAAMATUKOGLU

2-10-2
14-TL-12-72



Kirjastus «Valgus», 1973. a.

SISUKORD

Sissejuhatus	11
1. Elusorganismide keemiline koostis	15
Loomsete kudede elementaarne koostis	15
Mineraalained loomsetes kudedes	16
Vesi	18
Loomseid kudesid moodustavate ühendite üldine iseloomustus	18
Süsivesikud ehk sahhariidid	19
Süsivesikute bioloogiline tähtsus	19
Süsivesikute ehitus ja klassifikatsioon	20
Monosahhariidid	21
Tähtsamad heksooside derivaadid	23
Polüsahhariidid	24
1. Oligosahhariidid	25
2. Kõrgmolekulaarsed polüsahhariidid	26
Homopolüsahhariidid	26
Heteropolüsahhariidid	28
Lipiidid	29
Üldine iseloomustus ja klassifikatsioon	29
Lihtlipiidid	29
Liitlipiidid ehk lipoidid	32
Valgud	36
Valkude elementaarne koostis	37
Valkude füüsikalise-keemilised omadused	37
Valkude keemiline koostis	39
Aminohapete nomenklatuur ja klassifikatsioon	41
Valkude ehitus	45
Valkude klassifikatsioon	50
Biokeemilised kompleksühendid	58
Fermentid	60
Fermentide moodustumine organismis. Profermentid	61
Fermentide eraldamise ja puhastamise meetodid	62
Fermentide üldised omadused	63
Fermentide aktivaatorid ja paralüsaatorid	66
Fermentide keemiline ehitus	67
Fermentide toimemehhanism	71
Fermentide nomenklatuur ja klassifikatsioon	73

Vitamiinid	74
Vitamiinide klassifikatsioon	78
Rasvas lahustuvad vitamiinid	79
1. A-vitamiinide rühm	79
2. D-vitamiinide rühm	84
3. E-vitamiinide rühm	87
4. K-vitamiinide rühm, koagulatsioonifaktorid	89
Vees lahustuvad vitamiinid	91
1. B ₁ -vitamiin, tiamiin, aneuriin	92
2. B ₂ -vitamiin, riboflaviin, laktoflaviin	95
3. B ₆ -vitamiin, püridoksiin, adermiin	97
4. Pantoteenhape, pantoteen	98
5. PP-vitamiin, nikotiinhape, nikotiinamiid	99
6. B ₁₂ -vitamiin, kobamiid, tsüaankobalamiin	101
7. B ₁₅ -vitamiin	103
8. Foolhape	103
9. Paraaminobensoehape	105
10. Koliin	106
11. Inosiit, mesoinositool	106
12. C-vitamiin, askorbiinhape	107
13. P-vitamiin, tsitriin	109
Hormoonid	110
Polüpeptiid- ja proteohormoonid	113
1. Kilpnäärme hormoonid	113
2. Pankrease hormoonid	115
3. Paratüreoidnäärmete hormoonid	117
4. Hüpofüüsi hormoonid	118
Steroidhormoonid	120
1. Suguhormoonid	120
Isassuguhormoonid	121
Emassuguhormoonid	121
2. Suprarenaalnäärmete koorehormoonid	124
Hormonoidid	125
1. Pürokatehhiinamiinid	125
2. Histamiin	126
3. Aminovõihapped	127
4. Atsüülkoliinid	127
Hormoonide tähtsus loomakasvatuses ja veterinaarias	127
Antibiootikumid	128
II. Ainevahetus	132
Seede ja resorptsiooni keemia	135
1. Sülg	136
2. Maonõre	136
3. Seedimine peensooles	138
4. Seedimine jämesooles	142
Mõnede põllumajandusloomade seede iseärasusi	144
1. Mäletsejalised	144
2. Hobune	145
3. Linnud	146
Resorptsioon	146

Intermediaarne ainevahetus	148
Energeetiliste protsesside spetsiifikast loomorganismis	149
Bioloogiline oksüdatsioon	150
Süsivesikute ainevahetus	156
Fotosüntees	157
Süsivesikute transformatsioon loomsetes kudedes	161
1. Süsivesikute kasutamine rakkude ainevahetuses	161
Süsivesikute lagunemise anaeroobne faas	162
Käärimine	167
Süsivesikute lagunemise aeroobne faas	168
Glükoosfosfaadi otsene oksüdatsioon	172
2. Koesüsivesikute süntees	173
3. Süsivesikute ainevahetuse regulatsioon	175
Lipiidide ainevahetus	176
Rasvade biosüntees ja deponeerimine	177
Rasvade utilisatsioon kudedes	180
Ketoainete (ketoonkehade) moodustumine	183
Fosfatiidide ja steriinide ainevahetus	184
Lipiidide ainevahetuse regulatsioon	185
Valkude ainevahetus	186
Koevalkude süntees ja langunemine organismis	187
Aminohapete spetsiifiline ainevahetus. Bioaktiivsete metaboliitide moodustumine	192
Aminohapete üldine ainevahetus	196
Lämmastikuvaba jäägi oksüdatsioon	201
Ammoniaagi teke ja eemaldamine organismist	201
Nukleoproteiidide ainevahetus	206
Valkude tähtsus toitumisel	210
Vee- ja mineraalainevahetus	212
III. Kudede ja eritiste keemia	219
Vere keemia	219
Vere füüsikalis-keemilised omadused	220
Vere keemiline koostis	222
Vere koagulatsioon (hüübimine)	234
Lümf ja tserebrospinaalvedelik	235
Närvikoe keemia	236
Lihaskoe keemia	240
Lihaste keemiline koostis	240
Lihase tööpühused biokeemilised protsessid	244
Uriini keemia	250
Piima keemia	253
Muna keemia	256
Lühendite seletus	259
Aineregister	261

TEISE TRÜKI EESSÕNA

Kuigi biokeemiaalane andmestik «Biokeemia» esimese ja teise trüki ilmumise vaheajal on märgatavalt täienenud, on kordustrükki vähe muudetud. Raamatu ülesanne — tutvustada lugejaid biokeemia elementaarse materjaliga — ei võimalda antud mahu piirides detailsemalt kajastada valkude, fermentide ning funktsionaalse ja teiste biokeemia harude praegust olukorda.

Kordustrüki väljaandmisel on arvestatud raamatu kasutajate kriitilisi märkusi nomenklatuuri osas, mis seni tugines 1964. aastal ilmunud «Vene-eesti keemia sõnastiku» normidele. Et 1968. aastal ilmus esimene väljaanne seeriast «Biokeemia nomenklatuur», mille aluseks on Rahvusvahelise Teoreetilise ja Rakenduskeemia Liidu biokeemia nomenklatuuri komisjoni (IUPAC — IUB) seisukohad, on ühendite nimetused ja lühendid käesolevas raamatus kirjutatud mainitud väljaande järgi.

Allakirjutaranu peab oma kohuseks avaldada tänu «Biokeemia» kasutajatele, eriti kolleegidele, kes esitrüki heatahtlikult vastu võtsid.

Autor

ESIMESE TRÜKI EESSÕNA

Olles esijoones mõeldud õppevahendiks loomakasvatuse erialade üliõpilastele, sisaldab käesolev raamat biokeemia lühikursuse. Arvestades raamatu väikest mahtu on selles orgaanilise keemiaga seotud peatükke (süsivesikud, lipiidid) maksimaalselt redutseeritud, mistõttu orienteerumist nimetatud aine põhiküsimustes tuleb pidada õpiku kasutamise eeltingimuseks. Samadest põhjustest tingituna ei sisalda käesolev lühiväljaanne kaasaegset biokeemiat sügavalt iseloomustavat materjali. Seepärast osutub tutvumine elementaarkursust täiendavate uusimate andmetega, eriti praegusel ajal kiiresti arenevates biokeemiaharudes (valkude ja fermentide keemias jm.), vajalikuks erialase kirjanduse vahendusel, üliõpilastel ka loengute kaudu. Sissejuhatusena loomorganismide biokeemiasse saavad käesolevat materjali kasutada peale üliõpilaste ka rakendusbioloogia mõnede erialade töötajad.

«Biokeemia» on esimene omaalane eesti keeles ilmuv raamat. Selle koostamisel esilekerkinud raskuste ületamisel osutas tõhusat abi Üleliidulise Biokeemia Seltsi Tartu osakonna juhatus, keda autor siinkohal siiralt tänab. Käsikirja läbivaatamise ja väärtuslike näpunäidete eest selle täiendamisel võlgneb autor tänu prof. A. Siimile, dots. L. Tähepõllule ja põllumajandusloomade biokeemiat puutuvates küsimustes prof. J. Kaardele ning van. tead. töötajale E. Valdmannile.

Autor

SISSEJUHATUS

Biokeemia on teadus, mis käsitleb elusorganismide keemilist koostist ja neis toimuvaid, kõikide eluavalduste aluseks olevaid keemilisi protsesse. Ta paikneb keemia ja füsioloogia piirilal, hõlmates keemiliste ja füüsikalise-keemiliste meetoditega uuritavaid nähtusi: elusorganismide koostist, ainete moodustumist, nende muutumist, struktuuri ja talitluse vahelisi seoseid ning nii rakkude kui ka kogu organismi eluavaldusi koordineerivate regulatoorsete mehhanismide funktsioone.

Järelikult kuulub biokeemia oma uurimisobjekti (elusorganismid) järgi bioloogia-, metoodikalt aga keemiateaduste hulka.

Olles tihedalt seotud füsioloogiaga ja teiste bioloogiaalaste teadustega, võimaldab ta nende andmeid konkretiseerida, neid üle kandes keemia, füüsika ja matemaatika valdkonda. Side bioloogiaga väldib biokeemias kui eksaktteaduses nähtuste liigset skematiseerimist, lihtsustamist ja üldistamist.

Vastavalt eelloetletud uurimissuundadele jaguneb kaasaegne biokeemia neljaks omavahel tihedalt seostunud osaks, milles omakorda iseloomulikult kajastub biokeemia kui teaduse ajalooline areng.

Esimeses osas, mida nimetatakse ka staatiliseks biokeemiaks, käsitletakse elusorganismide keemilist koostist. Nimetatud lõik osutub ühtlasi vanimaks biokeemia haruks ning tema ülesandeks oli ja on uurida elusaid kudesid moodustavaid elemente ning ühendeid. Nende andmete kaudu võimaldub süveneda organismides kulgevate keemiliste protsesside ning viimaste omavaheliste seoste ja organiseerituse uurimisse.

Biokeemia arengu algul, XIX sajandil, olid elusorganismide uurivate teadlaste pingutused suunatud kudede koostisosade analüüsi ja struktuuri probleemide lahendamisele. Sel perioodil püstitati biokeemia kui teaduse alusmüür. Loendamatute analüüsise varal konstateeriti elusorganismide keemilise koostise sõltuvust väliskeskkonnast, elementidest, mida nad on võimelised oma koostises siduma. Seejuures selgus, et ehituselemendi tähtsust organismis ei määra niivõrd tema sisalduse suurus, kui tema osavõtt ainevahetusest. Ülalkirjeldatud perioodil kogunes rohkesti and-

meid elusorganismide koostisse kuuluvate ühendite: valkude, süsivesikute, lipiidide, hiljem ka vitamiinide, fermentide ja hormoonide kohta.

Eelkirjeldatud uurimiste baasil alustati organismides, kudedes ja rakkudes toimuvate keemiliste protsesside selgitamist. Sellealaste probleemide lahendamisel on eponhi väljapaistvamateks saavutusteks A. J. Danilevski, I. P. Pavlovi, V. I. Palladini ja K. A. Timirjazevi tööd. Bioloogide ja keemikute koostöö tulemusena kujunes biokeemia viimase viiekümne aasta jooksul iseseisvaks teaduseks. Metoodika ja andmestiku täienemisega rikastas ta kogu bioloogiaeadust. Arvukate biooloogiaalaste nähtuste — aine- ja energiavahetuse, selle regulatsiooni, biokatalüütiliste faktorite osa eluprotsessides jne. — interpretatsioon konkretiseerus tunduvalt biokeemia uurimisandmete olemasolu tõttu.

Ülalmärgitud suunaga uurimistööde rinde laienedes astus biokeemia teise — dünaamilisse staadiumi. Samaaegselt lähenes biokeemiateadus mitmetele rakendusbioloogia harudele ning lülitus arstiteaduse, veterinaaria, põllumajanduse ja toiduainete tehnoloogia ees seisvaid ülesandeid lahendavate ja abistavate teaduste hulka.

Loetletud eesmärkideks kohaldudes kerkis esiplaanile vajadus uurida ainete käivet ja muutumist organismis, samuti bioaktiivsete ühendite toimemehhanismi ning nende mõju fermentatiivsetele reaktsioonidele. Seda laadi tööde alusel selgitati paljude toimeainete struktuuri ja funktsioonide vahelisi seoseid ning võidi anda näpunäiteid ravimite jt. ühendite sünteesi probleemide ratsionaalseks lahendamiseks. Elusorganismidega paralleelselt allutati uurimisele isoleeritud organeid, fermente ja fermendisüsteeme. Selgitati biokatalüütiliste reaktsioonide kineetilist ja termodünaamilist külge, kusjuures täheldati, et *in vitro* toimuvad keemilised protsessid kulgevad erinevalt analoogilistest reaktsioonidest elusorganismis. Sellelaadsetest kogemustest tuletatud üldreegli kohaselt osutub vajalikuks laboratoorsete katsete resultaate kontrollimine ja võrdlemine füsioloogilistes tingimustes, mis võimaldab teha tõepäraseid järeldusi.

Kaasaegne biokeemiaalane uurimistöö kontsentreerub põhiliselt metaboolsete protsesside, elusates süsteemides kulgevate keemiliste reaktsioonide ja neid juhtivate seaduspärasuste selgitamisele. Allutades uurimisele organismi ainevahetusliku tervikuna, võimaldub uurida ja avastada regulatoorsete protsesside sõlm-punkte, ainevahetuse mõjustatust väliskeskkonna tegureist jne. Edukalt on terviklike organismide mastaabis biokeemiliste meetoditega uuritud metaboolse suguluse nähtusi eri looma-, taime-, mikroobi- ja viiruseliikidel. Seda laadi küsimusi uurib komparaatiivne ehk võrdlev biokeemia, selgitades ainevahetuse liigi-, rühma- või indiviidispetsiifikat ja selle pärilikkust.

Arenemise algstaadiumis on käesoleval ajal kolmas biokeemia haru — funktsionaalne biokeemia, mis uurib metaboolsete reaktsioonide ja reaktsioonisüsteemide seoseid füsioloogiliste funktsioonidega.

Kõige uuem, praegu veel kindlalt piiritlemata biokeemia haru käsitleb elusa materia organisatoorseid protsesse. Nimetatud neljandas, eeldatavalt organisatsioonibiokeemiaks kujunevas biokeemia lõigus hakkab juba kujunema omalaadne meetodika.

Peamine tähelepanu on siin suunatud mitmesuguste raku struktuurielementide, nagu tuuma, mitokondrite ja rakumembraanide funktsioonide uurimisele sõltuvalt nende keemilisest koostisest ja selles toimuvatest muutustest. Nimetatud uurimiste eesmärgiks on tundma õppida mitte ainult raku koostisosade keemilist ehitust, vaid ka ruumilist paigutust. Seda biokeemia haru nimetatakse struktuuride biokeemiaks ehk histokeemiaks. Analüüsides mitmesuguste struktuuride tekkimist ja kadumist kindlate ajaühikute piires, osutub võimalikuks saada informatsiooni indiviidi arengu käigust, adaptatsioonist, mutatsioonidest jne. Seda laadi uurimiste tulemused on topograafilise biokeemia kujul eelastmeks organisatsioonibiokeemiale.

Eespool lühidalt kirjeldatud biokeemia ajalooliste arengu- perioodide vahele ei saa tõmmata kindlaid piirjooni. Ühe etapi üleminek teiseks on toimunud järk-järgult, vastavalt kogunenud andmete hulga ja meetodika arenemisele. Kaasaegsetes uurimistöodes leiavad samaaegselt rakendamist kõikidele biokeemia arengustaadiumidele karakterised meetodilised võtted ja uurimistöö suunad, mis iseloomustavad biokeemiat kui terviklikku teadust.

Biokeemias rakendatavad uurimismeetodid on äärmiselt mitmekesised. Nad eeldavad uurijatel mitte ainult keemiaalase meetodika tundmist, vaid head ettevalmistust ka üldbioloogias ja füsioloogias.

Uha enam rakendub biokeemia praktikas esinevate, eriti meditsiini, põllumajandust ja mõningaid tööstusharusid huvitavate probleemide lahendamisele. Edukalt on biokeemia aidanud täiustada diagnostilisi ja ravimeetodeid. Samuti on põllumajanduses biokeemiliste meetoditega uuritud taimede ja loomade toitumise ja kasvufaktorite ning keemilise umbrohutõrje probleeme. Vastavalt uurimisobjekti iseärasustest tulenevatele nõuetele on biokeemias välja kujunenud mitmed harud: meditsiiniline, taimede, põllumajanduslik, toitainete biokeemia jt. Loetletud spetsiaalsete biokeemia harude kõrval eksisteerib üldine biokeemia, mis uurib kõikidesse elusorganismidesse puutuvaid biokeemiaalaseid küsimusi ja seaduspärasusi. Industriaalse biokeemia saavutuseks tuleb lugeda sünteetiliste vitamiinide, hormoonide, aminohapete ja antibiootikumide tootmise tingimuste väljatöötamist ning käärmise keemia paljude spetsiaalsete küsimuste lahendamist.

I. ELUSORGANISMIDE KEEMILINE KOOSTIS

Elusat loomorganismi, seda moodustavaid kudesid ja organeid iseloomustab erakordselt komplitseeritud keemiline ehitus. Selle tundmaõppimiseks osutub kõigepealt vajalikus orienteeruda kudede struktuuri põhialustes, koe ehituskomponentide keemilises koostises ja siin toimuvates muutustes, mis kokku võttes kujundavad eluprotsesside materiaalse baasi.

Elementaarse koostise poolest sarnaneb elusaine elutu ainega. Keerukaid organisme formeerivad komponendid koosnevad aatomitest, neist moodustunud molekulidest ja ioonidest — elektriliselt laetud aineosakestest või nende rühmadest (radikaalidest). Hoolimata sellest, kui komplitseeritud koostisega vaadeldav aine ka on või missuguseid kvalifitseeritud ülesandeid ta organismis täidab, allub ta järelikult looduses kehtivatele üldistele seaduspärasustele, nagu massi jäävuse, keemilise stöhhioomeetria jt. seadustele. Elutut ainet ja elusorganisme eraldavad erinevused tulenevad viimaste koostise keerukusest ning heterogeensusest. Seda põhjustavad organismis pidevalt toimuvad arvukad keemilised reaktsioonid, mistõttu kudede, organite ja kogu organismi keemiline koostis ei saa kunagi olla konstantne, vaid iseloomustub teatavate kindlapiiriliste kõikumistega.

LOOMSETE KUDEDE ELEMENTAARNE KOOSTIS

Kuigi perioodsussüsteemi põhielementidest on kudedes avastatud ligi kuuskümmend esindajat, etendavad kvantitatiivses mõttes olulisemat osa ainult vähesed: hapnik, süsinik, vesinik, lämmastik, kaltsium, fosfor, kaalium, naatrium, väävel, kloor ja magneesium. Nelja esimest, arvestades nende tähtsust elusorganismides, nimetatakse ajalooliselt kujunenud tava kohaselt ka biogeenseteks elementideks. Väikestes kogustes (vähem kui 10⁻³%), nn. mikroelementidena leidub loomsetes kudedes joodi, vaske, mangaani, tsinki, koobaltit ja fluori.

Peale loetletute kuulub looma keha ehitusainete hulka alumiiniumi, broomi, hõbedat, elavhõbedat, pliid, niklit, seleeni jt., kuid

nende kaaluline osatähtsus on äärmiselt väike ning nende olemasolu pole kindlaks tehtud mitte kõikides loomorganismides. Järgelena leidub loomsetes kudedes radioaktiivseid elemente: rubiidiumi, uraani ja raadiumi.

Tähtsuse ja funktsionaalse spetsiifika alusel võib loomsete kudede koostisse kuuluvad ühendid jaotada kahte rühma:

1) anorgaanilised ained — vesi ja mineraalsoolad, mille ülesandeks on luua eluprotsessideks vajalikud füüsikaliskemilised eeldused (pH, osmootne rõhk jt.);

2) orgaanilised ühendid — süsivesikud, lipiidid, valgud — on ehitusaine peamised komponendid. Nende ainete lõhusumisel vabaneb eluprotsessideks vajalik energia.

Loomsete kudede keskmine elementaarne koostis on järgmine:

Element	Sisaldus %-des kehakaalust	Element	Sisaldus %-des kehakaalust
Hapnik	62,0	Magneesium	0,027
Süsinik	21,0	Jood	0,014
Vesinik	10,0	Fluor	0,009
Lämmastik	3,0	Raud	0,005
Kaltsium	2,0	Tsink	0,003
Fosfor	1,0	Broom	0,002
Kaalium	0,23	Mangaan	0,00013
Väävel	0,08	Vask	0,00015
Natrium	0,08		
Kloor	0,08		

MINERAALAINED LOOMSETES KUDEDES

Anorgaanilised ühendid etendavad loomsetes kudedes nii ehitusainena kui ka bioloogiliste protsesside keskkonna koostisosadena tähtsat osa. Kuigi mineraalainete sisaldus kudedes kvantitatiivselt on orgaanilise aine hulgaga võrreldes märgatavalt väiksem, osutuvad nad absoluutselt eluvajalikeks. Organismist isoleeritud koed või rakud surevad näiteks puhtas vees kiiresti, seevastu soolalahustes (nn. füsioloogilistes lahustes) säilitavad nad oma normaalse struktuuri ja eluvõime veel mõnda aega.

Mineraalainete sisaldus (arvestatult kuivainele) on lihaskoes 4—6%, veres 4—5%, rasvkoos 4—5% ja luudes 45—70%. Loomorganismis esinevad mineraalained:

- 1) lahustumatute sooladena, peamiselt luudes;
- 2) lahustuvate ühenditena kudedes ja koedeliikes;
- 3) seotult orgaanilise ainega, kusjuures tavaliselt moodustuvad bioaktiivsed kompleksühendid (fermendid, proteiidid).

Mineraalühenditest on loomsetes kudedes hulga poolest esikohal naatriumi, kaaliumi, kaltsiumi ja fosfori soolad, peamiselt kloriidide, vesinikkarbonaatide ja fosfaatide kujul.

Naatrium ja kaalium esinevad loomorganismis põhiliselt kloriididena. NaCl-vajadus on suhteliselt kõrge taimtoidulistel, sest rohke kaaliumisisaldus toidus soodustab Na eliminatsiooni kehast. Karnivoorid ei vaja toiduga täiendavalt keedusoola. Kaaliumi leidub tavaliselt looduslikus toidus küllaldaselt.

Kaltsium ja magneesium kuuluvad kõikide kudede koostisse. Lahustumatud Ca ja Mg soolad (karbonaadid, karbonaat-apatiidid) moodustavad skeleti põhiaine. Nimetatud mineraalainete vajadus on suhteliselt suur tiinetel ja lakteerivatel loomadel; viimastel täheldatakse ka kõige sagedamini Ca ja P puudusest tingitud haigusi.

Fosfor on luustiku, samuti paljude orgaaniliste ühendite (nukleotiidide, heksoosfosfaatide, fosfageeni jt.) koostisosas.

Väävlit esineb nii anorgaanilistes (sulfaatides) kui ka orgaanilistes ühendites (aminohapetes jt.). Rohkesti väävlit leidub karvades, sulgedes, sõrgades, kapjades jm.

Mikroelemendid kuuluvad mitmesuguste bioloogiliselt aktiivsete ühendite koostisse.

Raud on hemoglobiini, müoglobiini, tsütokroomi jt. fermentide koostisosas. Tema vähesus või puudumine toidus põhjustab esijoones häireid verevärvniku sünteesil ja sellest tulenevat aneemiat.

Vask kuulub samuti fermentide (fenooloksüdaaside, askorbiinaasi jt.) toimerühmade koostisse. Hemoglobiini ja tsütokroomide moodustumisel on ta rauale vajalikuks kaasfaktoriks.

Jood koondub loomorganismis põhiliselt kilpnäärmesse. Ta on kilpnäärme hormoonide funktsionaalne komponent. Toitainete vähene joodisisaldus põhjustab häireid endokriinse süsteemi, esijoones türeoidnäärme talitluses.

Mangaan aktiveerib mitmeid fermente (fosfataase, arginaasi jt.) ning mõjustab oma juuresolekuga luude arenemist ja kasvu, samuti sugulist arenemist ning reproduktsioonivõimet.

Koobalt kuulub B₁₂-vitamiini koostisse. Tema puudus põhjustab häireid vereloomeprotsessis. Akobaltoose täheldatakse mäletsejalistel maailma paljudes maades. Eesti NSV mõnedes piirkondades esinev veiste soohaigus on üks akobaltoosi erivorme.

Tsink kuulub fermenti karboanhüdraasi koostisse, samuti võib ta olla mõnede fermentide (fosfataaside) aktivaatoriks. Hormoonidest sisaldab tsinki insuliin.

Fluori leidub luudes, suhteliselt rohkem sisaldavad teda hambad. Teiste mikroelementide hulgas äratub fluor tähelepanu oma kõrge toksilisuse poolest. Norme ületavad annused põhjustavad ainevahetus- ja kasvuhäireid.

VEESI

Loomseid kudesid iseloomustab kõrge veesisaldus. Täiskasvanud looma kehakaalust moodustab vesi 55—65%, vastsündinuil isegi 70—80%. Vee hulga vähenemine organismis 15—20% võrra põhjustab looma surma.

Loomorganismis toimuvad keemilised protsessid on võimalikud ainult vesikeskkonnas. Vesi on bioloogiliseks solvendiks keha ehitusainetele ja ainevahetusproduktidele; ta kannab organismis laiali toitaineid, biokatalüsaatoreid (hormoone), võimaldab kolloidide pundumist, võtab osa keemilistest reaktsioonidest, termoregulatsioonist jne.

Kudede ja organite veesisaldust iseloomustavad järgmised andmed:

Kude, organ	Veesisaldus % -des
Hambad	10
Skelett	22
Rasvkude	33
Elastne sidekude	49
Kõhr	55
Nahk	72
Lihased	76
Maks	74
Süda	79
Kopsud	78
Veri	79
Aju hall substants	85
Lümf	95

LOOMSEID KUDESID MOODUSTAVATE ÜHENDITE ÜLDINE ISELOOMUSTUS

Organismi koostisse kuuluvad elemendid moodustavad enam või vähem komplitseeritud struktuuriga ühendeid. Orgaanilised ained — valgud, lipiidid ja süsivesikud — on elusorganismi seisukohast kahesuguse tähendusega. Toitainetena garanteerivad nad ainevahetusprotsesside kaudu organismi nii ehitusainega kui ka energetilise lähtematerjaliga. Ehitusainena etendab kõige olulisemat osa valk; samuti on selle funktsioonid ainevahetuses kõige mitmekülgsemad. Valkudega on nii ehituslikult kui ka talitluse kaudu tihedalt seotud nukleiinhapped. Viimaste osatähtsus toitainetena pole suur, kuid väga olulised on nad valgu biosünteesimisel ja selle kaudu organismi pärilikkude omaduste edasiandmisel.

Valgud, süsivesikud ja lipiidid võivad organismis esineda kahel kujul: kas polümeeridena (makromolekulidena) või väiksemate ühikutena. Makromolekulidel on rohkesti spetsiaalseid ülesandeid, muu hulgas on nad kudede struktuurelemendid või varuained. Väik-

semad osakesed (monomeerid) on tavaliselt transportühendid või ainevahetuse otsesed substraadid. Viimati nimetatud kahe vormi vahel toimub pidev teineteiseks üleminek.

Mõnede loomsete kudede koostist iseloomustavad tabelis 1 toodud andmed.

Tabel 1

Loomsete kudede keemiline koostis

Kude	Keemiline koostis %-des						Orgaan.	Anorg.
	Vesi	Kuiv- aine	Valgud	Lipiidid	Süsi- vesikud	ekstraktiivained		
Skeleti								
lihase	72—78	22—28	18—20	3	0,6	1,0	1,0	
Veri	75—85	15—25	6,5—9	1	0,1	0,14	0,9	
Maks	60—80	20—40	15	3—20	1—15	rohkesti	0,7	
Aju	70—84	16—30	7—8	12—15	0,1	1,0—2,0	1,0	
Luu	20—25	75—80	26	rohkesti	leidub	vähe	45	

SÜSIVESIKUD EHK SAHHARIIDID

SÜSIVESIKUTE BIOLOOGILINE TÄHTSUS

Süsivesikuid leidub kõikides elusates rakkudes ja kudedes, kusjuures taimorganismid paistavad silma rohke süsivesikute sisalduse poolest. Süsivesikute sisaldus mitmesugustes taimeosades (seemnetes, viljades, mugulates jm.) võib ulatuda 70—80%-ni kuivainest. Erandi moodustavad õlitaimede seemned, kus süsivesikuid leidub suhteliselt vähe. Kõrge süsivesikute sisaldus taimsetes kudedes on seletatav nende esinemisega kõikides rakukestades (tselluloos); selle kõrval salvestavad taimed rohkesti süsivesikuid mugulates, seemnetes jm.

Taimsed süsivesikud moodustuvad fotosünteesiprotsessis süsihappegaasist ja veest taime rohelistes osades. Energiaallikaks on mainitud sünteesi puhul päikesevalgus, katalüsaatoriks klorofüll. Fotosünteesimehhanismi selgitamisel etendavad fundamentaalset osa K. A. Timirjazevi klassikalised uurimised, mis näitavad neid teid, mille kaudu üks tähtsam elusaine komponent moodustub anorgaanilisest ainest. Süsivesikute näol koondatakse maakera pinnale hiiglaslikes hulkades orgaanilist ainet.

Loomsetes kudedes on süsivesikute sisaldus suhteliselt madal ega ulatu üle 2% kuivainest. Põhiline osa loomsetest süsivesikutest paikneb maksas ja lihastes polüsahhariidi glükogeenina.

Süsivesikute sisaldus mõnedes taimsetes ja loomsetes kudedes
(%-des värskes koes)

Koed ja organid	Tselluloos	Tärklis + glükoos	Glükogeen	Glükoos
Lihased	—	—	0,3—0,9	0,01
Maks	—	—	2—5	—
Süda	—	—	0,5	0,03
Aju	—	—	0,15	0,06
Veri	—	—	0,01—0,03	0,08—0,12
Kapsas (lehed)	1,6	5	—	—
Porgand	1,7	9	—	—
Rukis (terad)	1,9	70	—	—

Süsivesikute sisaldus mõnedes taimsetes ja loomsetes kudedes on toodud tabelis 2.

Nagu süsivesikute hulk, nii erineb loom- ja taimorganismides ka nende bioloogiline tähtsus. Taimedes kui primaarsetes süsivesikute allikates kuuluvad süsivesikud tugikoe koostisse või moodustavad toitainete varu. Loomorganism, kellel puudub võime sünteesida süsivesikuid anorgaanilistest komponentidest, saab neid taimedelt kas otseselt (taimsete toiduainete kaudu) või kaudsel teel, kasutades toiduks taimtoiduliste loomade kudesid liha ja lihasaaduste kujul.

Inimese ja koduloomade toit pärineb taime- ja loomariigist. Enamik põllumajandusloomadest (veised, hobused jt.) on taimesööjad ehk herbivoorid, teised (sead, linnud) on kõigesööjad ehk omnivoorid, ainult väike osa koduloomadest (koerad, kassid) on lihasööjad ehk karnivoorid. Kindlat vahet taime- ja lihasööjate vahel ei saa teha, sest paljud lihasööjad võivad süüa ka taimseidprodukte. Seepärast võib süsivesikuid kui taimeriigis produtseeritavaid ühendeid lugeda esmajärgulise tähtsusega toitaineteks kõikidele loomorganismidele. Loomses ainevahetuses on süsivesikud primaarseks energiaallikaks energeetilistes protsessides.

Rohkesti kasutatakse süsivesikuid ka toorainena toiduainete, piiritus-, paberi-, tekstiili- ja ehitusmaterjalitööstuses.

SÜSIVESIKUTE EHITUS JA KLASSIFIKATSIION

Süsivesikud koosnevad süsinikust, vesinikust ja hapnikust ning vastavad üldisele valemile $C_n(H_2O)_n$. Ühendite nimetus, mille esmakordselt kasutusele võttis C. Schmidt 1844. a. Tartus, iseloomustab vesiniku ja hapniku omavahelist suhet süsivesikutes, mis on analoogiline veega (H_2O). Praegu tuntakse süsivesikuid, mille elementaarne koostis ei vasta ülaltoodud valemile, samuti

leidub aineid, mis ei ole küll süsivesikud, kuid omavad nendega ühist brutovalemit. Seetõttu soovitatakse kasutada nimetuse «süsivesikud» asemel kas nimetust «sahhariidid» või «glütsiidid».

Keemiliselt on süsivesikud mitmevalentsed aldehyüd- ja ketoalkoholid või nende kondensatsiooniproduktid.

Süsivesikud klassifitseeritakse molekuli ehituse alusel kahte suurde rühma: liht- ehk monosahhariidideks (monoosideks) ja liht- ehk polüsahhariidideks (polüosideks).

Mono-, di- ja trisahhariidid moodustavad vees molekulaarlahuseid, kust nad enamasti kergesti kristalliseeruvad. Kõrgmolekulaarsed polüsahhariidid annavad vees kolloidlahuseid. Seetõttu nimetatakse neid ka kolloidseteks ehk mittekristalliseeruvateks lihtsahhariidideks.

MONOSAHHARIIDID

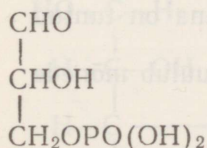
Monosahhariidideks nimetatakse süsivesikuid, mida pole enam võimalik hüdrolüüsida lihtsamateks suhkruteks. Nende brutovalem (peale mõne erandi) on $C_nH_{2n}O_n$.

Ahelas sisalduvate C aatomite arvu järgi jaotatakse monoosid bioosideks (C_2), trioosideks (C_3), tetreoosideks (C_4), pentoosideks (C_5), heksoosideks (C_6) jne.

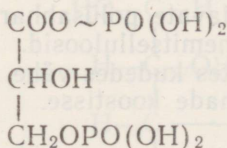
Sõltuvalt sellest, kas molekul sisaldab aldehyüd- või ketorühma, jagunevad monosahhariidid aldoosideks ja ketooosideks.

Loomsetes kudedes ning ainevahetuse vahe- ja lõpp-produktide koostises ei ole seni avastatud kaugeltki kõiki looduses esinevaid monosahhariide. Sellelt seisukohalt on tähtsamad triooside, pentooside ja heksooside hulka kuuluvad suhkrud ning mõned nende derivaadid.

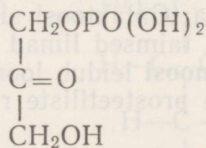
Trioosid. Heksooside bioloogilisel lõhustumisel moodustuvad vaheproduktidena kolme süsiniku aatomit sisaldavad suhkrud — glütseriinaldehyüd ja dihydrosüatsetoon. Viimane võib fermenti isomeraasi toimel kergesti üle minna glütseriinaldehyüdiks. Mainitud trioosid ei esine organismis tavaliselt vabadena, vaid fosforhappe estritena.



3-fosfoglütseriinaldehyüd (glütseriinaldehyüd-3-fosfaat)

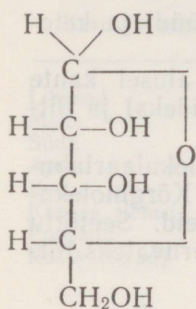


1,3-difosfoglütseriinhape

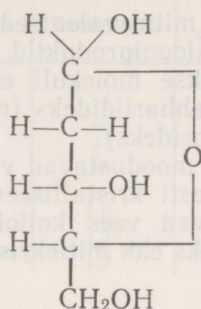


3-fosfodihydroksüatsetoon (dihydroksüatsetoon-3-fosfaat)

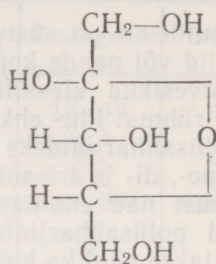
Pentoosid. Pentoosidest on bioloogiliselt tähtsamad D-riboos, D-desoksüriboos ja D-ribuloos. Neist kaks esimest kuuluvad aldoo- side, viimane aga ketooside hulka.



D-riboos



D-desoksüriboos



D-ribuloos

Pentoose leidub bioaktiivsete ühendite — nukleiinhapete, nukleotiidide jt. koostises, samuti võivad nad moodustuda heksooside bioloogilise oksüdatsiooni protsessis.

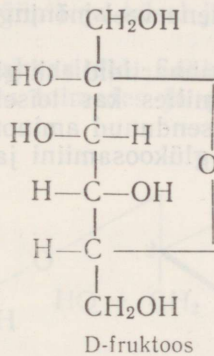
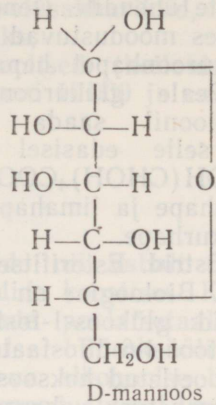
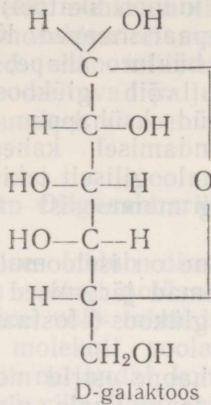
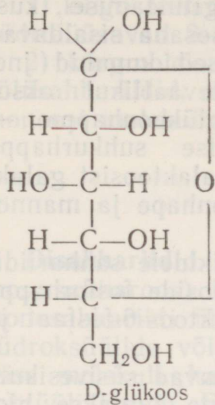
Heksoosid. Loomse ainevahetuse seisukohast tähtsamad heksoosid on glükoos, fruktoos, galaktoos ja mannoos. Neid leidub kudedes ja sekreetides osalt vabadena, kuid ka polüsahhariidide ja kompleksühendite koostisosadena. Kõik looduslikud heksoosid peale mõne erandi kuuluvad oma geneetilise konfiguratsiooni poolest D-ritta.

D-glükoos on levinumaid monosahhariide. Ta on kõikide loomsete kudede koostisosa ja organismi tähtsaim energeetiline lähteaine. Glükoosi osavõtul moodustuvad loomsed polüsahhariidid ja mitmed ainevahetuse spetsiifilised produktid.

D-fruktoosi leidub rohkesti puuviljades, tavaliselt kõrvuti glükoosiga. Mesi sisaldab keskmiselt 60% fruktoosi. Loomorganismis vabaneb fruktoos sahharoosi hüdrolüüsil, samuti moodustub teda suhkrute intermediaarses ainevahetuses fermentatiivsel teel glükoosist.

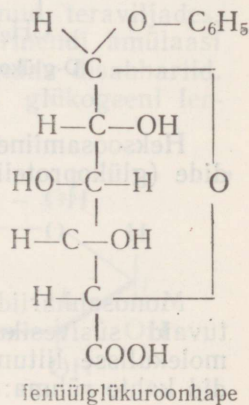
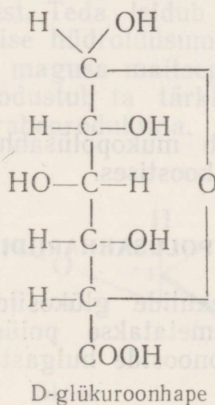
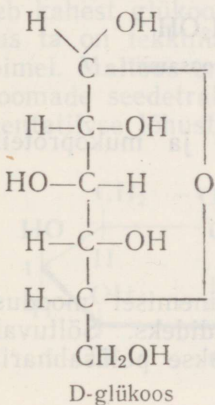
D-galaktoos kuulub loomsete kudede koostisse põhiliselt seotud kujul tserebrosiidides (närvikoes), samuti moodustub ta imetajate piimanäärmes, kus ta leiab kasutamist laktoosi sünteesil lähteainena. Galaktoosi sisaldavate polüsahhariididena on tuntud agar-agar, taimsed limad ja hemitselluloosid.

D-mannoosi leidub loomsetes kudedes vähe. Ta kuulub mõnede liitvalkude prosteetiliste rühmade koostisse.



TÄHTSAMAD HEKSOOSIDE DERIVAADID

Oksüdatsiooniproductid. Aldooside hapendumisel moodustuvad uroonhapped etendavad loomorganismi ainevahetuses tähtsat osa. Peamiselt maksas glükoosist tekkiv glükuroonhape rakendub tok-



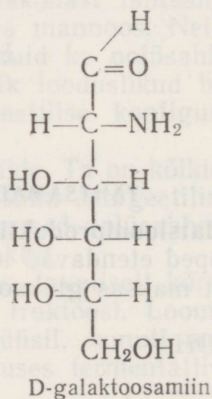
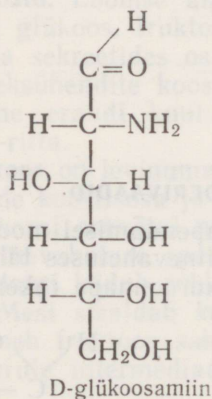
siliste ühendite (fenoolid, indool, skatool) mürgitustamisel, kusjuures moodustuvad uroonpaarishapped. Koostisosana sisaldavad glükuroonhapet hepariin, hüaluroonhape, taimsed kummid jne.

Peale glükuroonhappe võib glükoosi ettevaatlikul oksüdatsioonil saada polühüdrosühappe — glükoonhappe — ja selle edasisel hapendamisel kahealuselise suhkurhappe $\text{COOH}(\text{CHOH})_4\text{COOH}$. Analooiliselt tekivad galaktoosist galaktoonhappe ja limahappe ning mannoosist mannoonhappe ja mannosuhkurhappe.

Estrid. Esterifitseerumine on iseloomulik kõikidele sahhariididele. Bioloogias on olulisemad järgmised heksooside fosforhappe estrid: glükoos-1-fosfaat, glükoos-6-fosfaat, fruktoos-6-fosfaat ja fruktoos-1,6-difosfaat.

Loetletud heksoosfosforhappe estrid moodustuvad süsivesikute ainevahetuse vaheproduktidena. Peale nimetatute tuntakse bioloogiliselt tähtsate ühenditena veel mõningaid pentooside ja triooside fosforhappe estreid.

Aminosuhkrud. Aminosahhariidid ehk glükoosamiinid on monosahhariidide derivaadid, milles kas teisel või kolmandal kohal olev hüdroksüülrühm on asendunud aminorühmaga $-\text{NH}_2$. Loomorganismides on leitud D-glükoosamiini ja D-galaktoosamiini.



Heksoosamiine leidub mukopolüsahhariidide ja mukoproteiidide (glükoproteiidide) koostises.

POLÜSAHHARIIDID

Monosahhariidi molekulide glükosiidsel ühinemisel moodustuvad süsivesikuid nimetatakse polüsahhariidideks. Sõltuvalt molekulisse liitunud monooside hulgast jaotatakse polüsahhariidid kahte rühma:

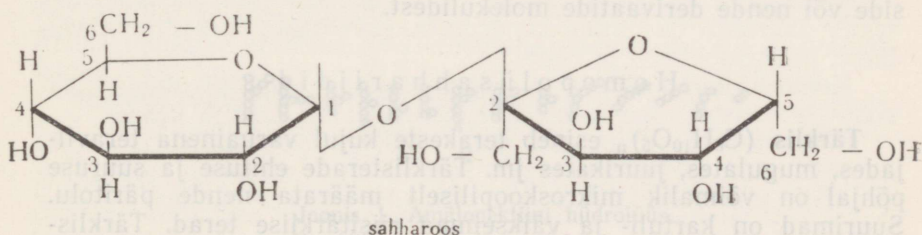
1) oligosahhariidid ehk suhkrutaolised polüsahhariidid, mis hüdrolüüsuvad 2—7 monosahhariidi molekuliks;

2) kõrgmolekulaarsed ehk mittersuhkrutaolised (kolloidsed) polüsahhariidid, mis moodustuvad paljude (kuni 10 000 ja enam) monoosi molekulide liitumisel.

1. Oligosahhariidid

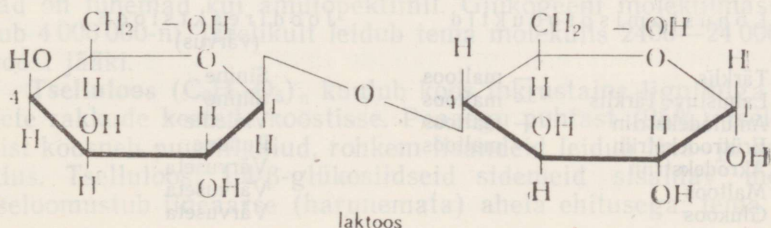
Disahhariidid. Looduses leidub disahhariide nii vabalt (laktoos, sahharoos) kui ka seotult polüsahhariidide koostises. Kahe monosahhariidi ühinemine võib toimuda nende poolatsetaalsete hüdroksüülide või ühe molekuli poolatsetaalse hüdroksüüli ja teise molekuli, harilikult neljandal kohal oleva alkohoolse hüdroksüüli kaudu. Esimesel viisil ühinemisel moodustuvad mitte-taandavad (trehaloosi tüüpi) ja teisel juhul taandavad (maltoosi tüüpi) disahhariidid.

Trehaloosi tüüpi disahhariidid. Sahharoosi (roo- ehk peedisuhkrut) leidub paljudes taimedes ja puuviljades.



Rohke sahharoosisisalduse poolest on tuntud suhkruroog (12—26%) ja suhkrupeet (15—24%).

Maltoosi tüüpi disahhariidid. Maltoos ehk linnasesuhkur koosneb kahest glükoosi jäägist. Teda leidub idanenud teraviljades, kus ta on tekkinud tärglise hüdrolüüsumisel fermendi amülaasi toimel. Maltoos on nõrga magusa maitsega taandav disahhariid. Loomade seedetraktis moodustub ta tärglise ja glükogeni fermentatiivse lõhustumise vaheproduktina.



Laktoos ehk piimasuhkur on kõigi imetajate piima regulaarne koostisosa. Ta lahustub vees raskesti ja on nõrgalt magusa maitsega. Pärmid laktoosi ei käärita. Piimhappebakterite fermenti laktaasi toimel muutub laktoos üle D-glükoosi ja D-galaktoosi piimhappeks.

Tsellobioos moodustub taimtoiduliste loomade seedetraktis tselluloosi lõhustumise vaheproduktina. Looduses teda vabalt ei esine. Hapete või fermentide toimel hüdrolyüsib tsellobioos kaheks β -D-glükoosi molekuliks.

2. Kõrgmolekulaarsed polüsahhariidid

Kõrgmolekulaarsed ehk mittersuhkrutaolised polüsahhariidid moodustuvad heksooside või pentooside molekulide ühinemisel. Rühm jaguneb kaheks koostisosade poolest erinevaks alarühmaks:

a) **homopolüsahhariidideks**, mis koosnevad ainult ühe monosahhariidi — heksoosi või pentoosi molekulidest. Esimesi nimetatakse **heksosaanideks**, teisi vastavalt **pentosaanideks**;

b) **heteropolüsahhariidideks**, mis koosnevad erinevate monosahhariidide või nende derivaatide molekulidest.

Homopolüsahhariidid

Tärklis ($C_6H_{10}O_5$)_n esineb terakeste kujul varuainena teraviljades, mugulates, juurikates jm. Tärklisterade ehituse ja suuruse põhjal on võimalik mikroskoopiliselt määrata nende päritolu. Suurimad on kartuli- ja väikseimad riisitärklise terad. Tärklisterad koosnevad kahest erinevaid glükosaane sisaldavast kihist. Tsentraalse osa (ca 15—25%) moodustab amüloos (molekulmass 48 000—162 000), perifeerse kihi (75—85%) amülopektiin (mm kuni 6 000 000), mis on ühtlasi amüloosi kaitsekolloidiks. Joodilahusega värvub amüloos siniseks, amülopektiin aga violetseks ning moodustab vees kuumutamisel klištri. Fermentide ja happe toimel või kiirel kuumutamisel 10—20% veega lõhustub tärklis pidevalt maltoosi vabastades mitmesugusteks dekstriinideks (joonis 1).

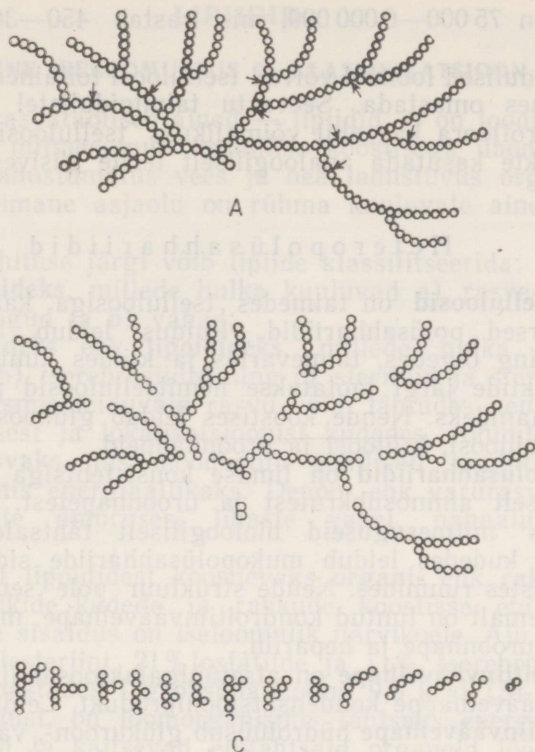
Tärklise hüdrolyüs toimub järgmiselt:

Lõhustumisproduktid

Joodireaktsioon (värvus)

Tärklis — maltoos
Lahustuv tärklis — maltoos
Amülodekstriin — maltoos
Erütrodekstriin — maltoos
Akrodekstriin
Maltoos
Glükoos

Sinine
Sinine
Violetne
Punane
Värvusetä
Värvusetä
Värvusetä



Joonis 1. Amülopektiini hüdroolüüs.

A — amülopektiin, *B* — keskmise molekulmassiga dekstriinid, *C* — madalmolekulaarsed dekstriinid.

Glükogeen ($C_6H_{10}O_5$)_n (loomne tärkelis) on loomsete kudede tähtsam varupolüsahhariid. Teda leidub mitmesugustes kudedes ja rakkudes, eriti maksas (kuni 10—20%) ja lihastes (kuni 4%). Vees glükogeen paisub ja annab opalestseeruva lahuse, kuid ei moodusta klišitrit. Joodilahusega värvub ta punakaspruuniks. Keemiliselt struktuurilt on glükogeen lähedane amülopektiinile, tema molekul on aga tugevasti harunenud ja glükosiidsed ahelad on lühemad kui amülopektiinil. Glükogeeni molekulmass ulatub 4 000 000-ni, järelikult leidub tema molekulis 2400—24 000 glükooosi jääki.

Tselluloos ($C_6H_{10}O_5$)_n kuulub koos inkrustaine ligniiniga taimsete rakkude kestade koostisse. Peeaegu puhtast (95%) tselluloosist koosneb puuvillakiud, rohkem lisandeid leidub lina- ja kanepikius. Tselluloosi 1,4-β-glükosiidseid sidemeid sisaldav molekul iseloomustub lineaarse (harunemata) ahela ehitusega; tema mole-

kulmass on 75 000—6 000 000, mis vastab 450—36 000 glükoosi jäägile.

Lihatoidulised loomad võivad tselluloosi toitainena ainult väheses ulatuses omastada. Seevastu taimtoidulistel osutub seedetrakti mikrofloora kaasabil võimalikuks tselluloosi lõhustada ja laguprodukte kasutada analoogiliselt teiste süsivesikutega.

Heteropolüsahhariidid

Hemitselluloosid on taimedes tselluloosiga kaasnevad kõrgmolekulaarsed polüsahhariidid. Puidus leidub hemitselluloose 6—27% ning õlgedes, taimevartes ja kliides kuni 40%. Hüdrolüüsiproduktide järgi jaotatakse hemitselluloosid pentosaanideks ja heksosaanideks. Nende koostises leidub glükoosi kõrval mannoosi, arabinoosi, ksüloosi ja uroonhappeid.

Mukopolüsahhariidid on limase konsistentsiga ning koosnevad põhiliselt aminosuhkrutest ja uroonhapetest. Nad täidavad organismis mitmesuguseid bioloogiliselt tähtsaid funktsioone. Loomsetes kudedes leidub mukopolüsahhariide sidekoes ja rakkudevahelistes ruumides. Nende struktuur pole seni üksikasjades teada; lähemalt on tuntud kondroitiinväävelhape, mukoiitiinväävelhape, hüaluroonhape ja hepariin.

Kondroitiinväävelhape on atsetüülgalaktoosamiini ning glükuroon- ja väävelhappe kondensatsiooniprodukt. Leidub kõhres.

Mukoiitiinväävelhape hüdrolüüsib glükuroon-, väävel- ja äädikhappeks ning gükoosamiiniks. Teda leidub mitmetes organites (korneas, mao limaskestas), kus ta kuulub sidekoe glükoproteiidide koostisse.

Hüaluroonhape on sidekoe olulisemaid ehituskomponente. Ta koosneb põhiliselt N-atsetüülglükoosamiinist ja glükuroonhappest ning hüdrolüüsib oma koostisosadeks fermendi hüaluronidaasi toimel. Hüaluroonhapet leidub valkudega seotult silma klaaskehas, nahas ja munaraku kestas. Rohke hüaluronidaasisaldus on iseloomulik mitmetele patogeensetele mikroobidele. See asjaolu kergendab nende invasiooni kudedesse, sest et mikroorganismi mõjupiirkonnas rakkudevaheline sideaine fermentatiivsel teel laguneb. Spermatoosidide hüaluronidaasi on viljastumisprotsessis vajalik munaraku ümbritsevate granuloosarakkude vahelise sideaine lagundajana. Hüaluroonhappe molekulmass on 200 000—500 000.

Mukopolüsahhariidid on paljude mikroobide kapslite (kestade) koostisosad. Kõrgematel organismidel sõltuvad mukopolüsahhariididest vererühmade spetsiifilised omadused.

LIPIIDID

ÜLDINE ISELOOMUSTUS JA KLASSIFIKATSIOON

Rasvad ja rasvataolised ained — lipiidid — on looduses laialdaselt levinud mitmesuguse keemilise koostisega ühendid, mida iseloomustab lahustumatus vees ja hea lahustuvus orgaanilistes solventides. Viimane asjaolu on rühma kuuluvate ainete iseloomulik tunnus.

Keemilise ehituse järgi võib lipiide klassifitseerida:

1) **lihtlipiidideks**, millede hulka kuuluvad a) rasvad ehk triglütseriidide segud ja b) vahad;

2) **liitlipiidideks** ehk **lipoidideks**, millede hulka arvatakse a) fosfatiidid, b) tserebrosiidid ning c) steriinid ja steroidid.

Loomorganismis leiduvaid rasvu võib, lähtudes nende bioloogilisest tähtsusest ja lokalisatsioonist kudedes, rühmitada:

a) **depoorasvaks**, mis moodustub põhiliselt triglütseriididest ja on organismis energiaallikaks. Depoo- ehk varurasv ladestub kõhuõõneelundite ümbruses, lihaste vahel, nahaaluses sidekoes jm.;

b) põhiliselt lipoididest koosnevaks **organi-** ehk **rakurasvaks**, mis kuulub kõikide kudede ja rakkude koostisse ehitusainena. Rohke lipoidide sisaldus on iseloomulik närvikoole. Aju kuivaines leidub 14% kolesteriini, 21% fosfatiide ja 11% tserebrosiide.

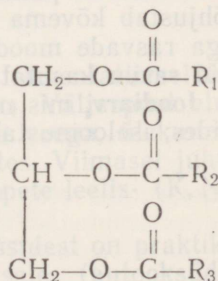
Rasvad, vabastades 1 g oksüdatsioonil 9,5 kcal (SI süsteemis $39,7 \cdot 10^3$ J) soojust, on loomorganismis tähtsaks energiaallikaks. Nad fikseerivad ja kaitsevad elutähtsaid organeid löökide ning põrutuste eest ja võtavad osa termoregulatsioonist. Mõnedel rasvade koostisse kuuluvatel küllastumata rasvhapetel, esijoones linool-, linoleen- ja arahhidoonhappel, on ainevahetuses vitamiinidega võrdne tähtsus; samuti on rasv mitmete biokatalüsaatorite (rasvas lahustuvate vitamiinide jt.) solvendiks.

Päritolu järgi rühmitatakse rasvad loomseteks ja taimseteks. Viimaste tootmise jätmeid kasutatakse loomakasvatuses valgurikaste jõusöötadena.

LIHTLIPIIDID

Rasvad on kõrgemate rasvhapete glütseriinestrite — triglütseriidide segud; triglütseriidi keemilist koostist iseloomustab kõrvalolev üldine struktuurvalem.

R_1 , R_2 ja R_3 tähistavad struktuurvalemis erisuguste rasvhapete süsivesiniku radikaale. Looduslikud rasvad sisaldavad peamiselt



paaris C aatomite arvuga rasvhappeid, millest tähtsamad on loetletud allpool.

1. Küllastunud rasvhapped:

		Sulamistäpp °C
Võihape	C ₃ H ₇ COOH	—8
Kaproonhape	C ₅ H ₁₁ COOH	—1,5
Kaprüülhape	C ₇ H ₁₅ COOH	16
Kapriinhape	C ₉ H ₁₉ COOH	31
Lauriinhape	C ₁₁ H ₂₃ COOH	44
Müristiinhape	C ₁₃ H ₂₇ COOH	54
Palmitiinhape	C ₁₅ H ₃₁ COOH	63
Steariinhape	C ₁₇ H ₃₅ COOH	70
Arahiinhape	C ₁₉ H ₃₉ COOH	76
Behenhape	C ₂₁ H ₄₃ COOH	80
Lignotseriinhape	C ₂₃ H ₄₇ COOH	85

2. Küllastumata rasvhapped:

		Kaksiksideme asukoht
Oleiinhape	C ₁₇ H ₃₃ COOH	9:10 C aatomi vahel
Linoolhape	C ₁₇ H ₃₁ COOH	9:10, 12:13 C aatomi vahel
Linoleenhape	C ₁₇ H ₂₉ COOH	9:10, 12:13, 15:16 C aatomi vahel
Arahhidoonhape	C ₁₉ H ₃₁ COOH	5:6, 8:9, 11:12, 14:15 C aatomi vahel

3. Hüdroksürasvhapped:

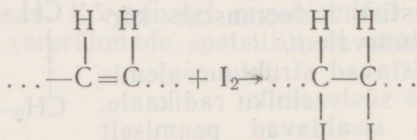
Ritsinoolhape (riitsinusölis) CH₃(CH₂)₅CHOH CH₂CH=CH—(CH₂)₇COOH
 Tserebroonhape CH₃(CH₂)₂₁CHOH COOH
 Hüdroksünervoonhape CH₃(CH₂)₇CH=CH(CH₂)₁₂CHOH COOH

Kahte viimati nimetatud rasvhapet leidub tserebrosiidides.

Rasvade füüsikalised-keemilised omadused. Puhtad rasvad on värvuseta, lõhnata ja maitseta. Looduslike rasvade värvus, maitse ja lõhn on põhjustatud mitmesugustest lisanditest (klorofüll, vitamiinid, vabad rasvhapped jt.). Rasvade erikaal 15° C juures on 0,86—0,97. Tähtsamad rasvade füüsikalised-keemilised omadused sõltuvad nende rasvhappelisest koostisest.

Sulamistemperatuur on seda madalam, mida rohkem sisaldab rasv küllastumata ja madalama molekulmassiga rasvhapete estreid. Tahkete palmitiin- ja steariinhapete estrite ülekaal seevastu põhjustab kõvema konsistentsiga ja kõrgema sulamistemperatuuriga rasvade moodustumist. Pehmema konsistentsiga või vedelaid rasvu kasutatakse toidainena organismis täielikumalt.

Joodiarv, mis näitab 100 g rasvas seotavat joodi hulka grammides, iseloomustab küllastumata rasvhapete sisaldust rasvas.



Kõrge joodiarv on iseloomulik vedelatele küllastumata rasvadele (taimsetele õlidele).

Tabel 3

Mõnede rasvade rasvhappeline koostis ja sellest olenevad füüsikalised-keemilised omadused

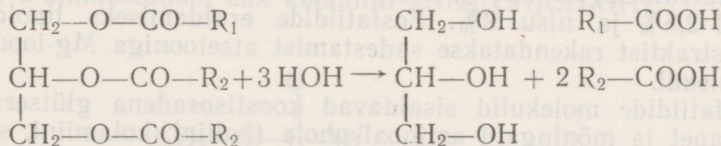
Rasv	Rasvhapete sisaldus %-des					Joodi- arv	Sula- mis t° C
	Müris- tiin- hape	Palmi- tiin- hape	Stea- riin- hape	Olein- hape	Linool- hape		
Loomsed rasvad:							
piimarasv*	7—9	23—26	10—13	30—40	4—5	26—45	19—24
searasy**	1—2	28—30	12—18	41—48	6—7	46—66	36—46
veise- ja lamba- rasv	2—3	24—32	14—32	35—48	2—4	31—47	31—50
Taimsed õlid:							
oliivõli	0—1	5—15	1—4	69—84	4—12	74—94	
puuvillaõli	0—2	19—24	1—2	23—33	40—48	103—115	
linaõli***	—	4—7	2—5	9—38	3—43	170—204	

* Sisaldab veel 3—4% või-, 1—2% kaproon-, 1% kaprüül-, 2—3% kapriin- ja 2—3% lauriinhapet.

** Sisaldab veel 2% C₂₀ ja C₂₂ küllastumata rasvhappeid.

*** Sisaldab 25—58% linoleenhapet.

Puhas, vabu rasvhappeid mittesisaldav rasv on neutraalse reaktsiooniga. Hüdroolüüsil, liites vett, lagunevad triglütseriidid glütseriiniks ja rasvhapeteks.



Seedetraktis ja kudedes hüdroolüüsub rasv fermentatiivsel teel lipaaside osavõtul rasvhapeteks ja glütseriiniks. Väljaspool elusorganismi võib rasva hüdroolüüsi esile kutsuda veega, ülekuumutatud auruga, hapetega või sööbeleelisega keetes. Viimasel juhul saadakse vabade rasvhapete asemel rasvhapete leelis- (K, Na) soolade segud — seebid.

Rasvades asetleidvatest keemilistest protsessidest on praktikas suure tähtsusega rasvade kalduvus räästumisele (autooksüdatsioonile). Räästumist iseloomustavad kibe maitse ning ebameeldiv

lõhn ja välimus ning seda soodustavad mitmesugused füüsikalised (temperatuur, valgus), keemilised (õhuhapnik, vesi, metallid) ja bioloogilised faktorid (fermendid). Loetletud põhjustest tingitult kulgevad rasvade autooksüdatsioonil paralleelselt nii hüdrolüütilised kui ka redoksprotsessid, mille tagajärjel vabaneb rasvhappeid ning moodustub peroksiide, aldehüüde, ketoone jt.produkte. Aktiivsemalt reageerivad küllastumata rasvhapped, mistõttu vedelad rasvad räästuvad kiiremini. Selle vältimiseks rakendatakse hüdrokeenimist, samuti nn. antioksüdantide lisamist säilitamisel.

Vahad on kõrgemate ühevalentsete alkoholide ja kõrgemate rasvhapete estrite segud, mida produtseerivad nii taim- kui ka loomorganismid. Loomsetest vahadest on tähtsamad järgmised.

1. **Mesilaste vaha** peakomponentideks on palmitiinhappe müri-tsüülester ($C_{15}H_{31}-COO-C_{30}H_{61}$), tserotiinhape ($C_{25}H_{51}COOH$), mõningad vabad kõrgemad alkoholid, süsivesinikud ja pigmendid. Kasutatakse tööstuses, meditsiinis jm.

2. **Spermatseet** koosneb peamiselt palmitiinhappe tsetüülestrist, $C_{15}H_{31}-COO-C_{16}H_{35}$. Teda leidub kašeloti (teat. vaal) koljuõõnes. Kasutatakse peamiselt kosmeetikavahendite tööstuses.

3. **Lanoliin** on keemiliselt mitmesuguste kõrgemate alkoholide (kolesteriin jt.) ja rasvhapete estrite segu. Teda leidub katterasvane lambavillal. Kasutatakse meditsiinis, kosmeetikas jm.

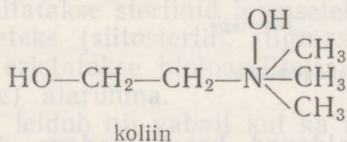
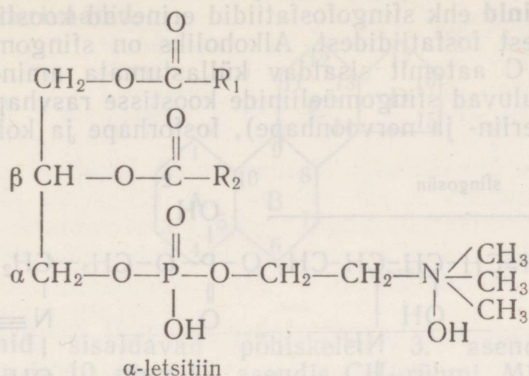
LIITLIPIIDID EHK LIPOIDID

Fosfatiidid on kõikide loomsete ja taimsete rakkude ehituskomponendid, kusjuures nad lokaliseeruvad peamiselt perifeersetes kihtides. Seetõttu läbivad rasvas lahustunud ained rakumembraane suhteliselt kiiresti. Rohkesti sisaldavad fosfatiide (arvestatult kuivainele): aju 30%, maks 10%, süda 7%, munarebu 20%, sojaoad 2,5% ja nisu 2%. Fosfatiidide eraldamiseks lipoidide eeterekstraktist rakendatakse sadestamist atsetooniga Mg-ioonide juuresolekul.

Fosfatiidide molekulid sisaldavad koostisosadena glütseriini, fosforhapet ja mõningaid aminoalkohole (koliini, kolamiini, sfingosini). Peale loetletud komponentide leidub mõnedes fosfatiidides seriini, inosiiti, aldehüüde jne. Keemilise koostise alusel jaotatakse fosfatiidid järgmistesse rühmadesse: letsitiinid, kefaliinid, atsetaalfosfatiidid, seriinfosfatiidid, inosiitfosfatiidid ja sfingomüeliinid.

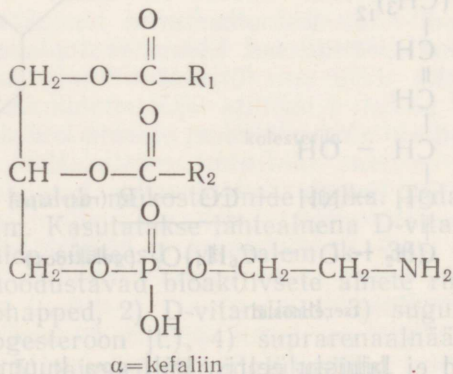
Letsitiinid ehk koliinfosfatiidid sisaldavad lämmastikkomponendina aminoalkoholi — koliini. Sõltuvalt glütseriiniga estriliselt seostunud fosforhappe paiknemisest tekivad α - või β -letsitiinid. Rasvhapetest leidub letsitiinides nii küllastunud kui ka küllastumata happeid; iseloomulik on viimaste rohke sisaldus. Spetsiifi-

line ehituskomponent koliin võib esineda mitte ainult seotult letsitiinis, vaid ka vabalt kudedes ja organites.



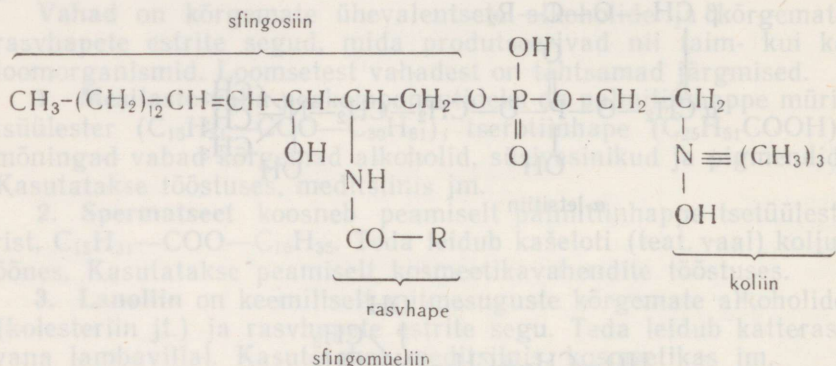
Koliini iseloomustab suur bioloogiline aktiivsus. Tema äädikhappeester — atsetüülkoliin — võtab osa närviimpulsside ülekandmisest.

Kefaliinid on keemilise ehituse poolest lähedased letsitiinidele. Lämmastikku sisaldava komponendina kuulub nende koostisse 2-aminoetanool ehk kolamiin ($\text{NH}_2 \cdot \text{CH}_2 \text{CH}_2 \text{OH}$).



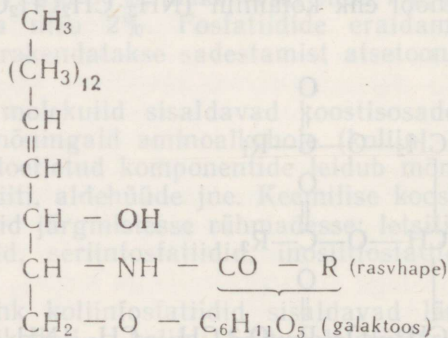
Seriinfosfatiidid koosnevad analoogiliselt ülalkirjeldatud fosfatiididega glütseriini, rasvhapete ja fosforhappe jääkidest, millele lisandub N-komponendina aminohape seriin.

Sfingomüeliinid ehk sfingofosfatiidid erinevad koostise poolest tunduvalt teistest fosfatiididest. Alkoholiks on sfingomüeliinides sfingosiin (18 C aatomit sisaldav küllastumata aminoalkohol); selle kõrval kuuluvad sfingomüeliinide koostisse rasvhapped (palmitiin-, lignotseriin- ja nervoonhape), fosforhappe ja koliin.



Inosiitfosfatiidid sisaldavad koostisosadena inosiiti, fosforhappet, rasvhappeid, galaktoosi ja etüülamiini.

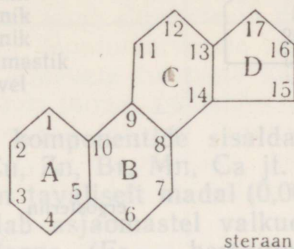
Tserebrosiidid kuuluvad põhiliselt aju (*cerebrum*) koostisse, millest on tuletatud ka nende nimetus. Ehituskomponentidena sisaldavad tserebrosiidid sfingosiooni, kõrgemaid rasvhappeid (nervoon-, tserebroon- ja lignotseriinhapet) ja galaktoosi. Iseelomulik on fosforhappe puudumine.



tserebrosiid

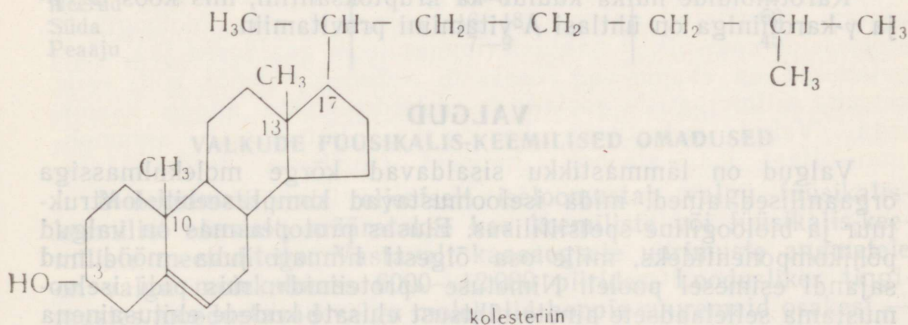
Tserebrosiidid ei lahustu eetris, küll aga kuumas alkoholis.

Steriinid ja steroidid on nii loom- kui ka taimorganismides laialt levinud ained, mida iseloomustab kõrge bioloogiline aktiivsus. Rühma kuuluvad ühendid on polütsükliilise süsivesiniku steraani derivaadid.



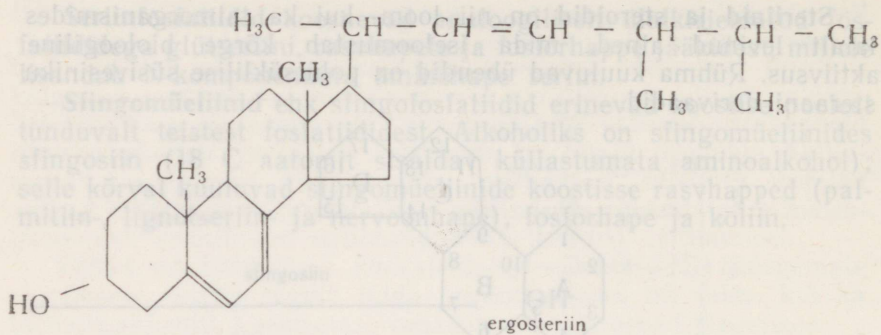
Steriinid sisaldavad põhiskeleti 3. asendis alkoholset OH-rühma ja 10. ning 13. asendis CH₃-rühmi. Mitmesuguste steriinide keemilise struktuuri erinevused seisnevad põhiliselt kaksiksidemete arvus ja paigutuses, samuti külghela ehituses. Päritolu järgi rühmitatakse steriinid loomseteks (kolesteriin, koprosteriin) ja taimseteks (siitosteriin, stigmasteriin, ergosteriin). Viimaste hulgas eristatakse bioloogiliselt oluliste seente steriinide (mükosteriinide) alarühma.

Kolesteriini leidub nii vabalt kui ka rasvhapete estritena kõikides loomsetes rakkudes, eriti rohkesti ajus, suprarenaalnäärmetes, lanoliinis (lambavilla rasvas) jm. Esmakordselt isoleeriti kolesteriin sapikividest, millest on tuletatud ka tema nimetus.



Ergosteriin kuulub mükosteriinide hulka. Teda leidub pärmis, tungalterades jm. Kasutatakse lähteainena D-vitamiini ja mõnede steroidhormoonide sünteesil (vt. valem lk-l 36).

Steroidid moodustavad bioaktiivsete ainete rühma, kuhu kuuluvad: 1) sapphapped, 2) D-vitamiinid, 3) suguhormoonid (österoonirühm, progesteron jt.), 4) suprarenaalnäärmete koorehormoonid jt. ning 5) taimsed steroidglükosiidid.



Loetletud ühendeid iseloomustatakse lähemalt vastavates peatükkides.

Lipokroomid on rasvades ja orgaanilistes solventides lahustuvad kollase kuni tumevioletse värvusega pigmendid. Rühma kõige levinuma esindaja — karotiini järgi tuntakse lipokroome ka karotinoidide nimetuse all.

Karotinoidid on taimse päritoluga; loomorganismi satuvad nad toidu kaudu. Karotiinidena leidub neid keharasvas, kollaskehas, piimarasvas; mõned organid ja koed (platsenta, rasvkude, munarebu) sisaldavad ka ksantofüllid. Taimedes paiknevad karotiinid tavaliselt kõrvuti klorofülliga. Rohke karotiinisalduse poolest on tuntud porgand (*Daucus carota*), kus pigment moodustab kompleksühendeid valkudega.

Karotinoidide hulka kuulub ka krüptoksantiin, mis koos α -, β - ja γ -karotiiniga on ühtlasi A-vitamiini provitamiin.

VALGUD

Valgud on lämmastikku sisaldavad kõrge molekulmassiga orgaanilised ained, mida iseloomustavad komplitseeritud struktuur ja bioloogiline spetsiifilisus. Elusas protoplasmas on valgud põhikomponentideks, mille osa õigesti hinnati juba möödunud sajandi esimesel poolel. Nimetuse «proteiinid», mis pidi iseloomustama sellelaadsete ainete tähtsust elusate kudede ehitusainena (kr. k. *protos* — esimene, tähtsaim), võttis 1839. a. kasutusele G. J. Mulder. Fr. Engels iseloomustab valkude seost elusa materiaga järgmiselt: «Kõikjal, kus me kohtame elu, näeme, et see on ühenduses teatava valkkehaga, ja kõikjal, kus me puutume kokku valkkehaga, mis ei ole lagunemisprotsessis, me leiame eranditult ka eluavaldusi.»

Valgu olemasoluga on seotud põhilised elunähtused: ärritatus, kontraktiilsus, toitumine, liikumine ja paljunemisvõime.

VALKUDE ELEMENTAARNE KOOSTIS

Valkude koostisse kuuluvad järgmised elemendid:

Süsinik	48,0—55,0%
Vesinik	5,0— 7,5 „
Hapnik	20,0—34,0 „
Lämmastik	15,0—19,5 „
Väävel	0,3— 2,5 „

Peale loetletud komponentide sisaldavad mõned looduslikud valgud P, Fe, I, Cu, Zn, Br, Mn, Ca jt. elemente. Mainitud elementide sisaldus on tavaliselt madal (0,00001—0,3%), kuid nende juuresolek võimaldab asjaomastel valkudel täita mitmesuguseid spetsiifilisi funktsioone (Fe — hemoglobiinis, I — kilpnäärme hormoonides jne.).

Valkude sisaldus loomsetes kudedes. Loomseid kudesid ja organeid iseloomustab kõrge valgusisaldus (keskmiselt 45% kuivainest). Valgu hulk mõnedes kudedes on toodud tabelis 4.

Tabel 4

Mõnede kudede ja organite valgusisaldus

Kude, organ	Valgusisaldus %-des	
	Värskes koes	Kuivaines
Lihased	18—23	80
Maks	18—19	57
Põrn	17—18	84
Neerud	16—17	72
Süda	16—18	60
Peaaju	7—9	45

VALKUDE FÜSIKALIS-KEEMILISED OMADUSED

Molekulmass, mis reljeefselt iseloomustab valgu füüsikaliskemilist olemust, määratakse kas keemiliste või füüsikaliskemiliste meetoditega. Vastavalt kaasaegsete uurimuste andmetele on valgu molekulmass 6000—12000 piirides. Looduslikes tingimustes moodustavad valgu molekulid hoopis suuremaid osakesi — mitselle, mille molekulmass ulatub mõnedel juhtudel miljonitesse. Seega näitab keemias kasutatav valgu molekulmass praktiliselt mitselli massi, mida käsitatakse molekulmassi mõistes. Mõnede valkude molekulmassid on toodud tabelis 5.

Kolloidsed omadused tulenevad valguosakeste suurusest. Valgulahused on lüofiilsed, suure pundumisvõimega ja kalduvad moodustama tardeid. Kudede koostisse kuuluvaid valgulahuseid iseloomustab madal osmootne rõhk, mis ei ulatu tavaliselt üle

Ultratsentrifugimisega määratud valkude molekulmassid

Valgu nimetus	Molekulmass
Ribonukleas	12 700
Piimaalbumiin	17 400
Müoglobiin (hobuse)	16 900
Pepsiin	45 000
Munaalbumiin	63 000
Hemoglobiin (hobuse)	68 000
Seerumiglobuliin (hobuse)	167 000
Türeoglobuliin (sea)	630 000
Taimne viirus	10 600 000

0,03—0,04 at. Nagu kolloidosakesed üldiselt, nii ka valgud difundeeruvad aeglaselt. Viskoossus on eri valguliikide lahustel erinev. Zelatiini ja munaalbumiini lahuste viskoossust iseloomustavad järgmised andmed:

Valk	Lahuse kontsentratsioon %	Suhteline viskoossus (vesi-1)
Zelatiin	3,0	4,54
Munaalbumiin	3,0	1,20
Zelatiin	8,0	14,20
Munaalbumiin	8,0	1,57

Valgud adsorbeerivad lahustest gaase, vedelikke ja tahke aine osakesi. Nimetatud valgu omadusel baseerub rida bioloogiliste protsesside spetsiifilisi nähtusi (immuniteedi avaldused jt.). Valgulahused on ebapüsivad, osakeste sedimentatsiooni võib esile kutsuda mitmesuguste soolade ja dehüdreerivate ainete lisamisega. Valgu sadestitena kasutatakse lihtsoolaid (ammooniumsulfaat jt.), alkoholi, happeid (soolhape, triklooräädikhape jt.), tanniini jt. reaktiive, sõltuvalt sadestamise eesmärgist. Isoelektrilise täpi erinevuse tõttu võib mitmete valkude segulahustest välja sadestada üksikuid valke fraktsioonidena.

Valkude denatureerumine seisneb valkudele iseloomulike omaduste muutumises keemiliste (hapete, raskemetallide soolade) või füüsikaliste tegurite (temperatuuri, kiirituse) toimel. Denatureerumist iseloomustab valgu molekuli ruumilise ehituse muutumine, kusjuures peptiidside med säilivad. Sügavamad muutused valgu struktuuris, mis kaasnevad peptiidahelate lagunemisega, ei kuulu enam denatureerumise valdkonda.

Denatureerumisel asetleidvad muutused puutuvad nii valgu bioloogilistesse kui ka füüsikalise-keemilistesse omadustesse ja molekuli ehitusse. Nii võib osaliselt või täielikult kaduda valgu

fermentatiivne aktiivsus, väheneda lahustuvus, muutuda molekuli kuju ja liikuvus elektroforeesil. Molekuli ehitust, tema sisestruktuuri määravatest muutustest on denatureerumisel kõige olulisem lagunevate sidemete liik ja hulk. Sõltuvalt sellest, missugustesse struktuuri moodustavatesse sidemetesse denaturatsiooni põhjustav tegur toimib, kulgeb denatureerumine igal konkreetset juhul erinevalt ja avaldub erinevate tunnuste kaudu.

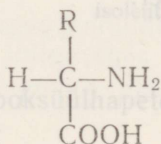
Kõrge temperatuuri toimele asetleidev valkude denatureerumine seisneb esijoones vesiniksidemete lagunemises, millega kaasneb autolüüsi esilekutsuvate fermentide inaktiveerumine. Seetõttu säilivad kuumutatud (keedetud) valgurikkad toiduained (liha) paremini.

Denatureerumine on põhiliselt pöördumatu protsess. Mõningate juhtudel võib aga täheldada denatureerunud valgu esialgsete omaduste taastumist. Nii võib kõrge temperatuuri toimele inaktiveerunud fermendi ribonukleaasi esialgne fermentatiivne aktiivsus mõneajalise seismise järel taastuda. Tõenäoliselt on see põhjustatud uute disulfiidsidemete moodustumisest fermendi molekulis õhuhapniku kaastoimel. Analoogilisi tähelepanekuid on ka mõnede teiste fermentide kohta.

VALKUDE KEEMILINE KOOSTIS

Põhilised andmed valgu molekuli keemilise ehituse kohta on saadud loomsetest või taimsetest kudedest isoleeritud ja keemiliste meetoditega puhastatud valgupreparaatide uurimisel. Viimasel ajal on rakendatud ka biokeemilist meetodikat, kus uurimisele kuulub elusa koe funktsioonivõimeline, nn. natiivne valk koos mittevalgulistest lisanditega. Kõige sagedamini kasutatakse valkude keemilise koostise uurimisel hüdrolüüsi hapetega (HCl, H₂SO₄), kusjuures pikaajalise (6—20 t.) kuumutamise tagajärjel 100—110° C juures valgu molekul lõhustub aminohapeteks. Aminohapped osutuvad järelikult valgu põhilisteks ehituskomponentideks. Mõnede valkude aminohappelise koostise iseloomustavad tabelis 6 toodud andmed.

Aminohapped. Valgu hüdrolüüsi lõpp-produktid — aminohapped — on karboksülhapete derivaadid, mille süsivesiniku radikaalis on üks või mitu H aatomit asendunud aminorühmaga (NH₂). Enamik looduslikest aminohapetest vastab järgmisele üldvalemile:



Tabel 6

Mõnede valkude aminohappeline koostis %-des

(Aminohapete hulk g-des 100 g valgu kohta; Afonski järgi)

Aminohape	Pulli insuliin	Hobuse müoglobiin	Piima α -kaseiin	Veise ribonukleaaas	Sea pepsiin
Alaniin	4,5	7,9	3,2	6,2	0
Glükokoll	4,3	5,8	2,0	1,3	6,4
Valiin	7,75	4,1	7,20	7,3	7,1
Leutsiin	13,2	16,8	9,2	1,8	10,4
Isoleutsiin	2,77	0	6,1	2,6	10,8
Proliin	2,53	3,3	10,6	3,6	5,0
Fenüülalaniin	8,14	5,1	5,0	3,6	6,4
Türosiin	13,0	2,4	6,3	7,9	8,5
Trüptofaan	0	2,3	1,2	0	2,4
Seriin	5,23	3,5	6,3	12,0	12,2
Treoniin	2,08	4,6	4,9	9,0	9,6
Tsüsteiin	—	0	0	6,5	0,5
Tsüstiin	12,50	0	0,34	0	1,6
Metioniin	—	1,7	2,8	4,4	1,7
Arginiin	3,07	2,2	4,1	5,2	1,0
Histidiin	4,91	8,5	3,1	4,2	0,9
Lüsiin	2,52	15,5	8,2	10,4	0,9
Asparagiinhape	6,80	8,2	7,1	14,2	16,4
Glutamiinhape	18,60	16,5	22,4	13,0	11,9

Aminorühm paikneb seejuures 2-asendis, karboksüülrühmale lähima C aatomi juures. Looduslike valkude koostises leidub ainult üksikuid aminohappeid, milles aminorühma asetus toodud reeglist erineb (3-aminopropaanhape, 4-aminobutaanhape).

Osa aminohappeist sisaldab kaks amino- või karboksüülrühma või neis leidub aminorühma asemel iminorühm (=NH) (proliin ja hüdroksüproliin).

Kõikide aminohapete (peale glükokolli) koostisse kuulub vähe-malt üks asümmeetriline süsiniku aatom, mistõttu nad esinevad kahe optilise isomeerina ja ratseemilise ühendina. Valdav enamik looduslikest aminohapetest kuulub stereokeemilise konfiguratsiooniga *L*-ritta.

Iseloomulikuks aminohapete omaduseks on amfoteersus, s. t. nad võivad reageerida alustega kui happed ja hapetega kui alused.

Praegusel ajal tuntakse üle 120 aminohappe; valkude koostisse kuulub neid tavaliselt 20 ümber.

AMINOHAPETE NOMENKLATUUR JA KLASSIFIKATSIOON

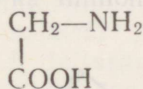
Aminohapete nomenklatuursed nimetused tuletatakse vastavate karboksüülhapete nimetustest, märkides selle ette aminorühma asendit tähistava numbri ja prefiksi **amino-**. Süstemaatiliste nimetustega paralleelselt jäävad kasutusele ka ajaloolised nimetused.

Klassifikatsiooni aluseks on süsiniku aatomite ahela ehitus, millele vastavalt aminohapped jagunevad: a) atsüklilisteks ja b) tsüklilisteks.

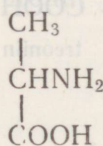
Viimased võib omakorda jaotada aromaatsseteks ja heterotsüklilisteks. Amino- ja karboksüülrühmade arvu järgi molekulis klassifitseeruvad aminohapped järgmiselt:

- 1) monoaminomonokarboksüülhapped,
- 2) monoaminodikarboksüülhapped,
- 3) diaminomonokarboksüülhapped.

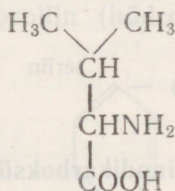
Atsükliliste monoaminomonokarboksüülhapete rühma tähtsaimad esindajad on:



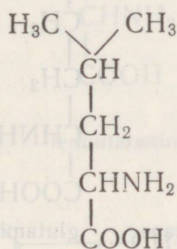
glükokoll



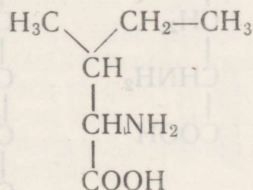
alaniin



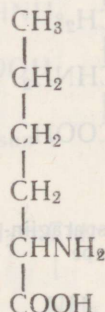
valiin



leutsiin

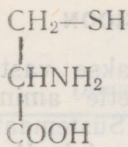


isoleutsiin

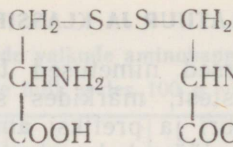


norleutsiin

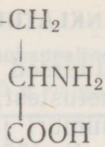
Monoaminomonokarboksüülhapete rühma kuulub kolm väävlit sisaldavat aminohapet:



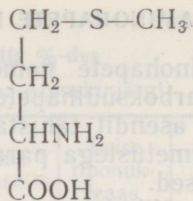
tsüsteiin



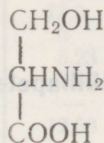
tsüstiin



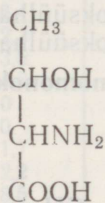
metioniin



Kaks rühma kuuluvat aminohapet sisaldavad lisaks karboksüül- ja aminorühmale OH-rühma:

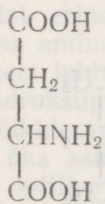
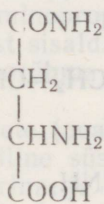


seriin

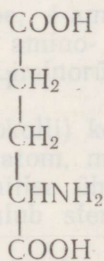


treoniin

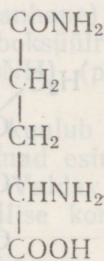
Monoaminodikarboksüülhapped on asparagiinhape ja glutamiinhape:

asparagiin-
hape

asparagiin



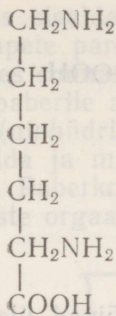
glutamiinhape



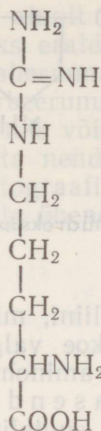
glutamiin

Kõrvuti aspargiin- ja glutamiinhaptega leidub valkude koostises ka vastavaid amiide — asparagiini ja glutamiini.

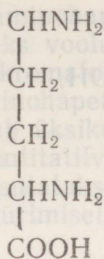
Diaminomonokarboksüülhapete rühma kuuluvad lüsiin, arginiin, ornitiin ja tsitrulliin.



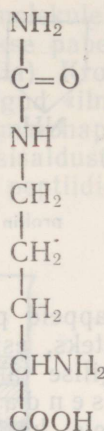
lüsiin



arginiin

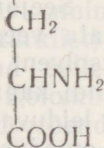


ornitiin

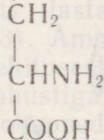
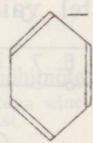


tsitrulliin

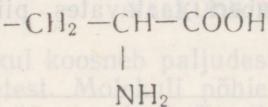
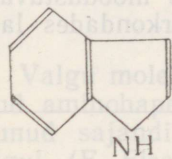
Tsükliiliste aminohapete rühma tähtsamad esindajad on fenüülalaniin ja türosiin (aromaatsed) ning trüptofaan ja histidiin (heterotsükliilised). Molekuli ehituse alusel kuuluvad sellesse rühma ka iminohapped proliin ja oksüproliin (hüdrosüproliin).



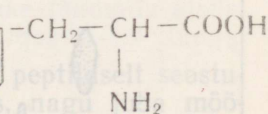
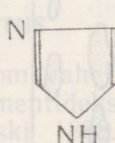
fenüülalaniin



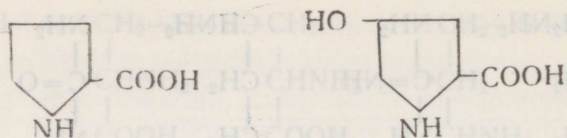
türosiin



trüptofaan



histidiin



proliin

hüdrosüproliin

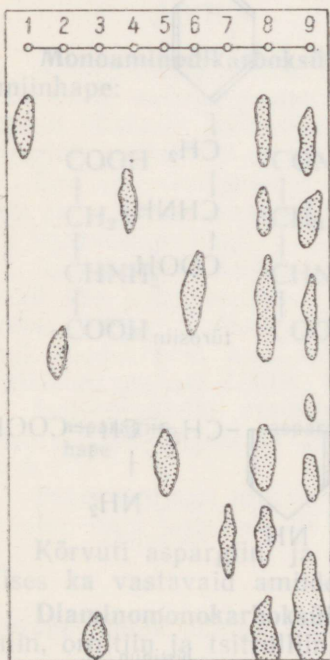
Iminohappeid proliini ja oksüproliini, mis võivad üle minna aminohapeteks, esineb rohkesti sidekoe valgus kollageenis.

Bioloogilise tähtsuse alusel võib aminohapped jaotada kahte rühma: asendatavateks ja asendamatuks, vastavalt sellele, kas loomorganism on suuteline vastavaid aminohappeid ise sünteesima või vajab ta neid toiduga.

Valkude aminohappelise koostise uurimine. Aminohappelise koostise määramiseks valkudes kasutatakse keemilisi, füüsikaliskemilisi ja mikrobioloogilisi meetodeid. Viimastel aastatel rakendatakse mainitud eesmärgil laialdaselt M. S. Tsveti poolt esmakordselt kasutusele võetud kromatograafilise meetodi mitmesuguseid modifikatsioone: kromatograafiat paberil, tärglise geelil,ioonivahetajatel vaakudel, gaas-vedelikkromatograafiat jt.

Paber- ja kolonnkromatograafia meetodite põhimõte on lühidalt järgmine.

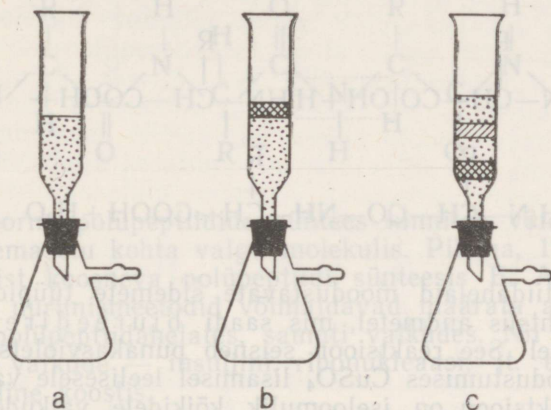
1. Uuritava valgu hüdrolüsaadi tilk kantakse pipetiga kromatograafilisele paberile. Seejärel lastakse läbi paberi voolata veega küllastatud orgaaniline solvent (n-butanool jt.), mis adsorbendi kapillaarsuse ja uuritavas segus leiduvate aminohapete spetsiifiliste omaduste tõttu kannab aminohapped teatavale kindlale kaugusele stardijoonest. Vastavalt aminohapete arvule ja sisalduse suurusel uuritavas aines moodustuvad paberi teatavates piirkondades lai-



Joonis 2. Aminohapete segu jaotumise kromatogramm.

1 — asparagiinhape, 2 — glükokoll, 3 — arginiin, 4 — glutamiinhape, 5 —alaniin, 6 — seriin, 7 — histidiin, 8 ja 9 — teised aminohapped.

gud, mis sisaldavad ainult ühe aminohappe molekule. Üksikute aminohapete paremaks eraldamiseks soovutatakse paberit tavaliselt kahes suunas (kõhesuunaline kromatograafia). Kromatograafilisele paberile adsorbeerunud aminohapete laigid «ilmutatakse» ainega (ninhüdriin), mis võimaldab üksikuid aminohappeid identifitseerida ja määrata nende kvantitatiivset sisaldust uurimisobjektis. Paberkromatograafiat kasutatakse ka peptiidide ja paljude teiste orgaaniliste ühendite uurimisel.

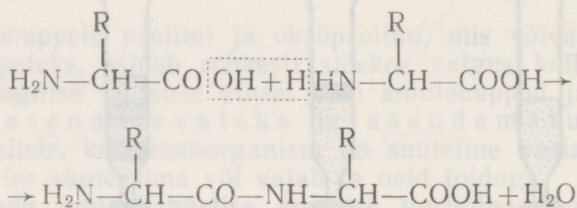
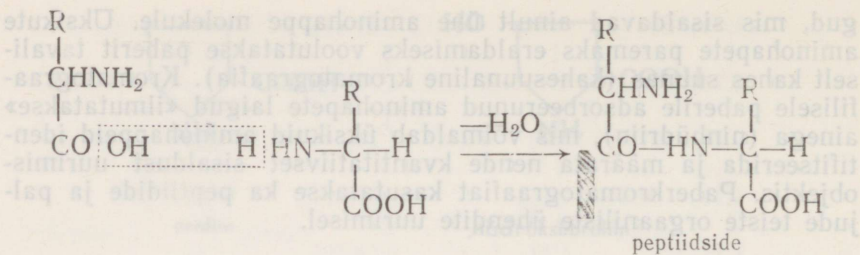


Joonis 3. Kromatograafilise analüüsi põhimõte.
a — kolonn adsorbendiga, *b* — kolonn uuritava ainega, *c* — kolonn pärast ainele jaotumist.

2. Uuritav aminohapete segu (hüdrolüsaat) lastakse läbi adsorbenti (tärglist) sisaldava kolonni (joonis 3). Aminohapped adsorbeeruvad sellel mitmesuguse, molekuli ehitusest sõltuva tugevusega. Kolonni elueerimisel spetsiaalse lahustiga vabanevad algul adsorbendiga nõrgemini seotud aminohapped ja lähivad üle lahusesse, misjärel järk-järgult vabanevad kolonnist ka tugevamini seotud aminohapped. Seega on võimalik lahuse eri fraktsioonides üksikute aminohapete olemasolu ja hulka määrata.

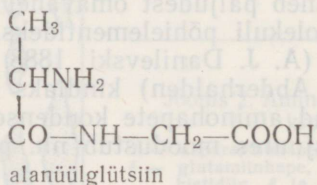
VALKUDE EHITUS

Valgu molekul koosneb paljudest omavahel peptiidiselt seostunud aminohapetest. Molekuli põhielementideks, nagu juba möödunud sajandi lõpul (A. J. Danilevski 1888. a.) ja käesoleva algul (E. Fischer, E. Abderhalden) kindlaks tehti, on plüpeptiidahelad. Need tekivad aminohapete kondenseerudes COOH- ja NH₂-rühma kaudu, kusjuures moodustub nn. peptiidside ja eraldub vee molekul.



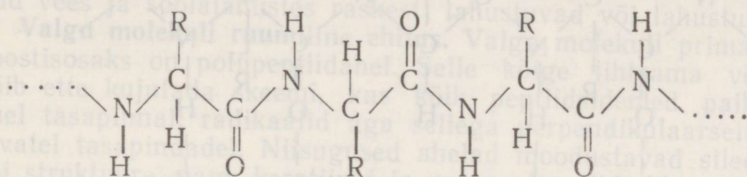
Polüpeptiidahelaid moodustavate sidemete tüüpide uurimisel on suur tähtsus andmetel, mis saadi biureedireaktsiooni rakendamisel. See reaktsioon seisneb punakasvioletse kompleksühendi moodustumises CuSO_4 lisamisel leelisesele valgulahusele. Biureedireaktsioon on iseloomulik kõikidele valkudele, kuid ka mõnele mittevalgulistele ühenditele, sealhulgas biureedile ($\text{NH}_2\text{---CO---NH---CO---NH}_2$). Aminohapped (välja arvatud histidiini, seriini ja treoniini kõrgema kontsentratsiooniga lahused) ei anna positiivset biureedireaktsiooni. Seetõttu võib lahjendatud valgu hüdrolüsaatides biureedireaktsiooni kasutada ka hüdrolüüsi lõpu määramiseks. Positiivse biureedireaktsiooni olemasolust võib järeldada valkudes peptiidside ---CO---NH--- pidevat korrumist.

Valgu struktuuri kohta E. Fischeri poolt püstitatud polüpeptiiditeooria põhineb aminohapete omadustel liituda peptiidahelateks. Viimased klassifitseeritakse ühinenud aminohapete arvu järgi di-, tri-, tetra-, penta- jne. peptiidideks, kusjuures nimetused tuletatakse peptiidide moodustavate aminohapete nimetustest järgmiselt: vaba NH_2 -rühma kandev aminohape (välja arvatud ahela viimane) saab oma nimetusele sufiksi «-üül». Toodud näite puhul, kus dipeptiid moodustubalaniinist ja glükokollist (glüt-



siinist), tuleb teda nimetada alanüülglütsiiniks. Peptiidide nime-
tusi võib ka lühendada, eriti pikkade ahelate puhul, märkides
aminohapete nimetuse kolme esitähga (Ala-, Glü- jne.).

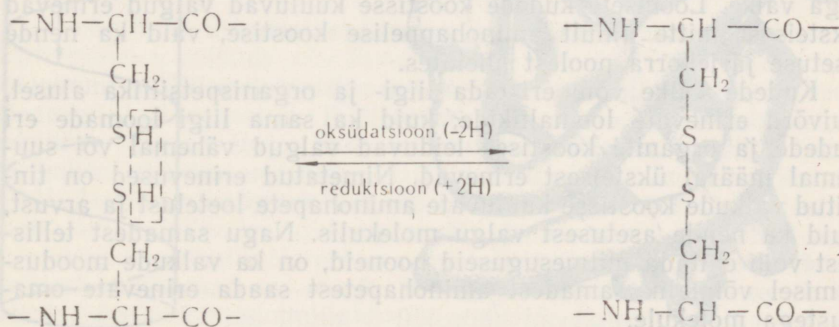
Vaba amino- ja karboksüülrühmi sisaldav dipeptiid võib rea-
geerida ja liituda kas ühe või kahe aminohappega. Nimetatud
reaktsiooni kordudes moodustuvad pikad, paljudest aminohape-
test koosnevad peptiidahelad — polüpeptiidid, mille ehitusest
annab ülevaate alljärgnev skeem:



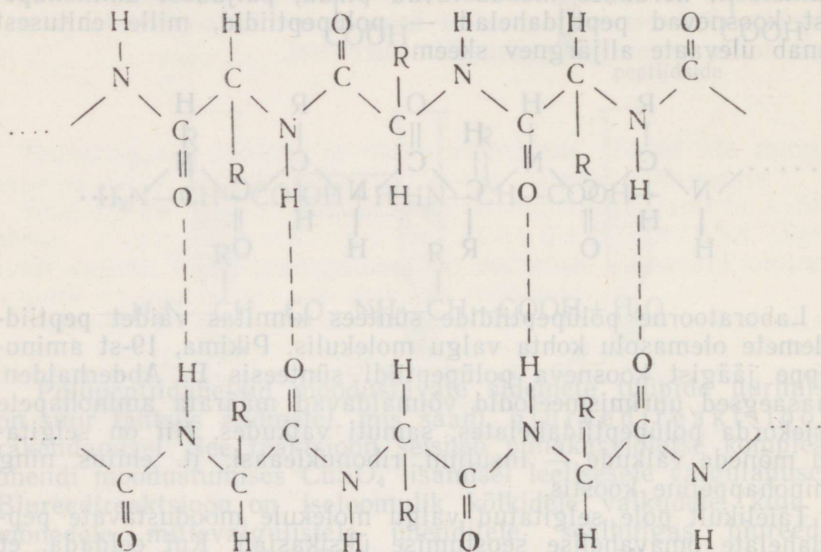
Laboratoorne polüpeptiidide süntees kinnitas väidet peptiid-
sidemete olemasolu kohta valgu molekulis. Pikima, 19-st amino-
happe järgist koosneva polüpeptiidi sünteesis E. Abderhalden.
Kaasaegsed uurimismeetodid võimaldavad määrata aminohapete
järjekorda polüpeptiidahelates, samuti valkudes. Nii on selgita-
tud mõnede valkude — insuliini, ribonukleaasi, jt. ehitus ning
aminohappeline koostis.

Täielikult pole selgitatud valgu molekulile moodustavate pep-
tiidahelate omavahelise seostumise üksikasjad. Kui eeldada, et
valgu molekulid moodustuvad paralleelselt paiknevatest peptiid-
ahelatest, võivad nad omavahel reageerida vabade hüdroksüül-,
amino-, karboksüül-, tiol- jt. rühmade kaudu, moodustades estri-
lisi, disulfiidseid jne. sidemeid. Neist tavalistest sidemetest, mis
valgu ehituses on tuntud nn. ristsidemetena, on eksperimentaal-
selt tõestatud tsüstiini disulfiidsidemed (—S—S—).

Loetletud sidemete kõrval peetakse polüpeptiidahelate-vahelist-
test sidemetest olulisemaks nn. vesiniksidet NH- ja CO- või ka
CH- ja CO-rühmade vahel.



Vesiniksidet iseloomustab labiilsus. Ta on valgu molekulis leiduvate tavaliste sidemetega võrreldes 10—12 korda nõrgem. Polüpeptiidahelate vahelisi vesiniksidemeid võib skemaatiliselt iseloomustada järgmiselt:



Nagu skeemist nähtub, moodustavad vesiniku aatomid sillad ühe peptiidahela hapniku ja teise peptiidahela lämmastiku vahel, sidudes sel viisil ahelaid üksteisega.

Vastavalt polüpeptiiditeooriale võib peptiidahelatesse vabade amino- ja karboksüülrühmade arvel ahela otsmistes aminohapetes liituda suur hulk aminohapete jääke. Looduslike valkude koostisse kuuluvad 22 aminohappest võib sel teel rohkearvuliste kombinatsioonide kaudu saada tohtu suure hulga erinevate omadustega valke. Loomsete kudede koostisse kuuluvad valgud erinevad üksteisest mitte ainult aminohappelise koostise, vaid ka nende asetuse järjekorra poolest ahelates.

Kudede valke võib eristada liigi- ja organispetsiifika alusel, kuivõrd erinevate loomaliikide, kuid ka sama liigi loomade eri kudede ja organite koostises leiduvad valgud vähemal või suuremal määral üksteisest erinevad. Nimetatud erinevused on tingitud valkude koostisse kuuluvate aminohapete loetelust ja arvust, kuid ka nende asetusest valgu molekulis. Nagu samadest tellistest võib ehitada mitmesuguseid hooneid, on ka valkude moodustamisel võimalik samadest aminohapetest saada erinevate omadustega molekule.

Molekuli kuju järgi võib looduslikud valgud jaotada fibrillaarseteks ja globulaarseteks. Esimeste osakesed on pikad, sageli niiditaolised, kusjuures näiteks lihaste valgu müosiiniosakeste (läbimõõt alla 0,1 nm) pikkus võib ulatuda mitme mikromeetriini. Globulaarsete valkude osakesed on kas kerakujulised või nende pikkus ei ületa läbimõõtu üle 3–10-kordselt.

Molekuli kujust (resp. struktuurist) tuleneb rida valkude spetsiifilisi füüsikalisi-keemilisi omadusi. Üldiselt on fibrillaarsed valgud vees ja soolalahustes raskesti lahustuvad või lahustumatud.

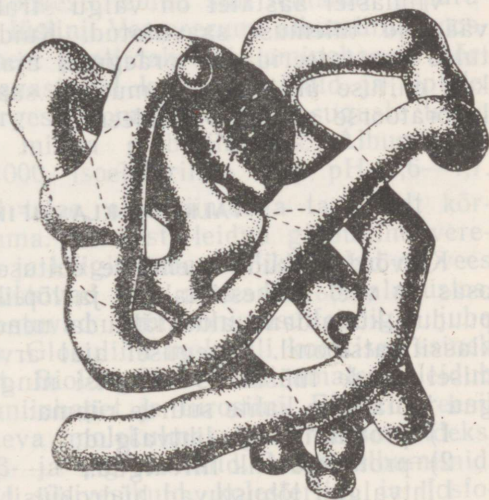
Valgu molekuli ruumiline ehitus. Valgu molekuli primaarseks koostisosaks on polüpeptiidahel. Selle kõige lihtsama vormina võib ette kujutada skeemi, kus kõik peptiididemed paiknevad ühel tasapinnal, radikaalid aga sellega perpendikulaarselt asetsevatel tasapindadel. Niisugused ahelad moodustavad siledakihilisi struktuure, nagu keratiinid ja naturaalse siidi fibroiin.

Teiseks peptiidahelate ruumilise paiknemise vormiks on telje ümber keerduv spiraal. Niisuguse ehitusega on sidekoe kollageen, mis koosneb kolmest kokkurullunud ja keerdunud peptiidahelast.



Joonis 4. Polüpeptiidahela mudel. (Paulingi järgi.)

Joonis 5. Müoglobiini molekuli mudel. (Kendrew' järgi.)



Tõenäoliselt on võimalik peptiidahelatest saada ainult kaks spiraalikujulist konfiguratsiooni. Neid struktuure nimetatakse α - ja γ -spiraalideks (L. Pauling). Arvatakse, et α -spiraal on valkude koostisse kuuluvate peptiidahelate kõige sagedamini esinev asetisviis. Sel juhul polüpeptiidahel nagu oleks keerunud kujutletava silindri ümber (joonis 4), kusjuures spiraali keerud seotuvad omavahel vesiniksidemetega.

Ülalkirjeldatud konfiguratsioon on põhielemendiks α -keratiini tüüpi valkude (α -keratiinid, müosiin, aktomüosiin, fibroiin jt.), samuti globulaarsete valkude ehituses. Valgu molekulid võivad sisaldada ühe või mitu paindunud, üksteisest läbipõimunud ja gloobileid moodustavat α -spiraali.

Kaasajal eristatakse ehituskomponentide ruumilise paiknemise alusel mitmeid erinevaid valgu struktuure.

Primaarne struktuur moodustub teatava kindla järjestusega paigutatunud aminohapetest koosnevatest peptiidahelatest, mis omakorda seotuvad omavahel ristsidemetega.

Sekundaarne struktuur iseloomustub polüpeptiidahelate ruumilise asetusega (paindunud ahelad, spiraalne konfiguratsioon).

Tertsiaarne struktuur tekib ahelate üksteisest läbipõimumisel, kusjuures moodustuvad globulaarse kujuga molekulid (vt. müoglobiini, joonis 5).

Kvaternaarne struktuur formeerub mitme (kahe või rohkema) markomolekuli (allühiku) ühinemisel üheks kompleksseks gloobuliks. Niisuguse assotsiatsiooni näiteks on hemoglobiini molekul, mis koosneb neljast submolekulist — peptiidahelast. Kvaternaarse struktuuri moodustamisest võtavad osa üksikute allühikute globulaarpindadel paiknevate aktiivsete rühmade vahel toimivad elektrostaatilisest jt. jõud.

Viimastel aastatel on valgu struktuuri uurimisel märkimisväärsed tulemused saavutatud. Kuid hoolimata edusammudest, tuleb konstateerida, et praegusel ajal ei tunta veel valgu molekuli ehituse üksikasju, samuti ei saa pidada lahendatuks valgu laboratoorse sünteesi probleemi.

VALKUDE KLASSIFIKATSIOON

Kuivõrd valkude keemilise ehituse ja bioloogiliste omaduste osas on veel rohkesti lahtisi ja lõplikult otsustamata küsimusi, puudub küllaldane alus lähtuda nendest seisukohtadest valkude klassifikatsioonil. Praegusel ajal arvestatakse valkude rühmitamisel nende füüsikalise-keemilisi ning bioloogilisi omadusi. Valgud jaotatakse kahte suurde rühma:

- 1) proteiinid ehk lihtvalgud;
- 2) proteiidid ehk liitvalgud.

Lihtvalgud lõhustuvad hüdrolyüsil ainult aminohapeteks. Liit-

valkudes leidub aminohapete kõrval mittevulguline, nn. prostee-tiline rühm, mis sisaldab nukleiinhappeid, süsivesikuid, lipiide jt. ühendeid.

1. Proteiinid ehk lihtvalgud. Rühm jaguneb järgmisteks suuremateks alarühmadeks: protamiinid, histoonid, prolamiinid ja gluteliinid, albumiinid, globuliinid ja skleroproteiinid. Peale loetletute kuulub proteiinide hulka rida valke, nagu valgud-fermendid, lihaste müosiin jt., mida ei saa paigutada ülaltoodud alarühmadesse.

Protamiinid sisaldavad rohkesti (kuni 80%) diaminomono-karboksüülhappeid. Nende koostises puuduvad trüptofaan ja väävit sisaldavad aminohapped, enamikus protamiinides puudub ka türosiin ja fenüülalaniin. Protamiine moodustavad peptiidahelad koosnevad põhiliselt arginiinist, mis põhjustab nende aluselist iseloomu. Molekulmass on 4000—12000. Protamiine leidub rohkesti spermas ja kalamarjas.

Histoonid kuuluvad nagu protamiinidki aluselistes valkude hulka. Rohkesti sisaldavad histoonid diaminhappeid (arginiini ja lüsiini 20—30%) ning histidiini. Molekulmass on keskmiselt 14300. Histoone leidub harknäärmes, samuti moodustavad nad hemoglobiini valgulise osa — globiini.

Albumiinid on vereplasmas, piimaseerumis ja kõikides loomsetes ning taimsetes kudedes esinevad valgud. Nad lahustuvad vees ja nõrgakontsentratsioonilistes soolalahustes. Sadenevad soolalahustest hapete juuresolekul ja kõrge (56—72°) temperatuuri toimel. Täielikult sadestuvad albumiinid $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 100%-lise küllastatuse juures, sadestumine algab aga juba 62%-lises ammooniumsulfaadi lahuses. Albumiinide koostises on sedastatud 19 aminohapet, rohkesti leidub siin leutsiini, asparagiin- ja glutamiinhapet ning lüsiini. Vereseerumi albumiinid koosnevad tõenäoliselt ainult ühest peptiidahelast; aminohapete kõrval on molekuli koostises avastatud ka süsivesikuid ja lipiide. Albumiinid moodustavad kergesti komplekse mitmesuguste teiste ühenditega ja võivad üle minna globuliinideks. Albumiinide molekulmass on 35000—70000, isoelektriline täpp pH 4,6—4,7.

Globuliinid moodustavad teise, albumiinidega tavaliselt kõr- vuti esineva valkude alarühma. Rohkesti leidub globuliine vere- seerumis, kudedes, organites ja kõigis kehavedelikes. Nad on vees peaaegu lahustumatud, lahustuvad aga nõrkades soolalahustes, leelistes ja hapetes. Sadestuvad ammooniumsulfaadiga juba 50%-lise küllastatuse juures. Globuliini molekuli koostises esineb 14—17 erinevat aminohapet. Bioloogiliselt tähtsamatest leidub neis leutsiini, lüsiini, glutamiinhapet ja türosiini. Elektrofooresil jagunevad globuliinid erineva molekulmassiga fraktsioonideks, millest olulisemad on α -, β - ja γ -globuliinid. Nagu albumiinid, seovad ka plasmaglobuliinid süsivesikuid, kolesteriini ja fosfo-

lipiide. Globuliinide molekulmass kõigub suurtes piirides — 90 000—1 500 000, isoelektriline täpp pH 5,0—7,5.

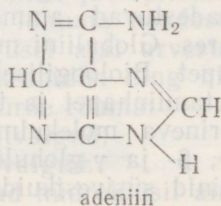
Prolamiinid ja gluteliinid on spetsiifilised taimsed valgud. Neid leidub seemnetes, viljades, lehtedes jm. Prolamiinid lahustuvad 60—80%-lises alkoholis ja gluteliinid leelisestes lahustes. Prolamiinid sisaldavad rohkesti proliini ja vähe lüsiini. Rühma tähtsamad esindajad on nisus leiduv gliadiin, odra hordeiin ja maisi seiin.

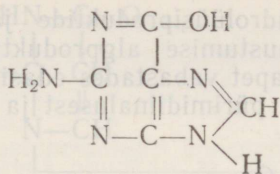
Skleroproteiinid ehk proteinoiidid on tüüpilised tugi- ja katte- kudede valgud. Nad lahustuvad halvasti vees ja soolalahustes ning osutuvad vastupidavaks fermentide toimele. Skleroproteiine iseloomustavad elastsus ja mehhaaniline vastupidavus. Alarühma kuulub erinevate omadustega valke: naha, karvade, sarvede ja sõrgade koostisse kuuluvad keratiinid, sidekoe kollageenid ja elastiinid ning naturaalses siidis ja ämblikuvõrgus esinev fibroin. Toiduvalguna on skleroproteiinid, välja arvatud kollageenid, väheväärtuslikud. Kõiki skleroproteiine iseloomustab kõrge molekulmass (kollageenidel 500 000, keratiinidel 2 000 000).

2. Proteiidid ehk liitvalgud. Proteiide klassifitseeritakse prosteetilise rühma koostise järgi. Tähtsamad liitvalgud on nukleo- proteiidid, kromoproteiidid, glükoproteiidid, lipoproteiidid, fosfor- proteiidid jt. Liitvalke iseloomustab suur bioloogiline aktiivsus, mida põhjustavad prosteetilise rühma koostisse kuuluvad komponendid: nukleiinhapped, pigmendid, metallid jt. ühendid.

Nukleoproteiidid koosnevad valgust (protamiinid, histoonid, albumiinid või globuliinid) ja mittevalgulisest osast — nukleiin- hapest. Viimasel ajal on selgitatud, et nukleoproteiidid ei etenda olulist osa mitte ainult rakutuuma (sellest pärineb nimetus — *nucleus* — tuum) funktsioonides, vaid nad kuuluvad ka protoplasma mitmete struktuurielementide — mitokondrite, mikrosoo- mide ja ribosoomide koostisse. Neid on leitud taimedes, seentes, mikroobides ja viirustes. Hüdrolüüsil lõhustuvad nukleoproteiidid oma peamisteks ehituskomponentideks — valguks ja nukleiin- hapeteks. Viimased koosnevad paljudest mononukleotiididest, mis omakorda hüdrolüüsudes lagunevad, vabastades fosforhappe, süsivesiku pentoosi (D-riboosi või D-desoksüriboosi) ja puriin- või pürimidiinaluse. Puriinalustest esineb organismis kõige sageda- mini ja on enam uuritud adeniin ja guaniin ning pürimidiini derivaatidest uratsiil, tümiin ja tsütosiin.

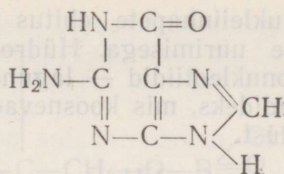
Puriinalused:





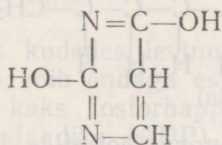
enoolvorm

guaniin

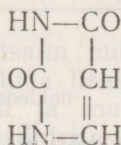
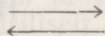


ketovorm

Pürimidiinalused:

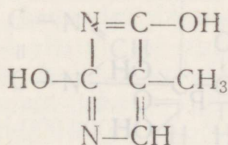


enoolvorm

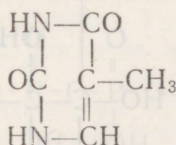
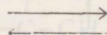


ketovorm

uratsiil

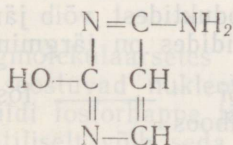


enoolvorm

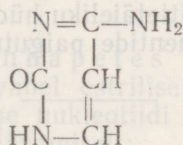
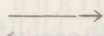


ketovorm

tümiin



enoolvorm



ketovorm

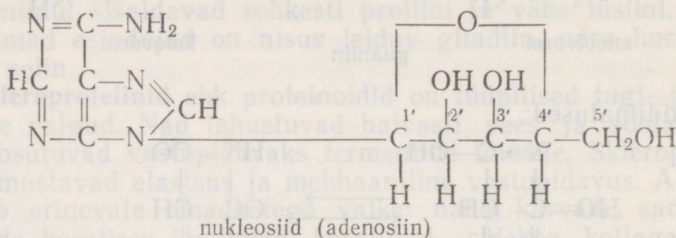
tsütosiin

Mõnede nukleiinhapete hüdrolüüsiiproduktide hulgas on leitud peale loetletute veel 5-metüültsütosiini ja 5-hüdroksümetüültsütosiini. Olenevalt sellest, kas prosteetilise rühma koostisse kuulub riboos või desoksüriboos, jaotatakse nukleiinhapped:

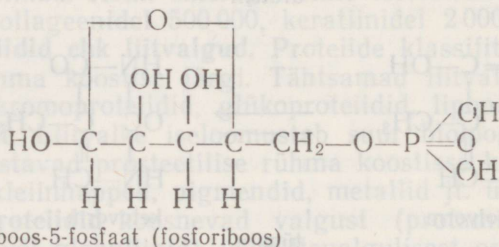
- 1) ribonukleiinhapeteks (RNA), mis sisaldavad riboosi;
- 2) desoksüribonukleiinhapeteks (DNA), mille koostisse kuulub süsivesikuna desoksüriboos. (Pentooside valemid vt. süsivesikud, lk. 22.)

RNA ja DNA erinevad üksteisest ka nende koostises leiduvate N-aluste poolest. DNA sisaldab adeniini, guaniini, tsütosiini ja tümiini (puudub uratsiil), kuna RNA molekulis leidub adeniini, guaniini, tsütosiini ja uratsiili (puudub tümiin).

Nukleiinhapete ehitus avastati hüdroolüüsi produktide järjestikuse uurimisega. Hüdroolüütilise lõustumise algproduktid — mononukleotiidid — lagunevad fosforhapet vabastades edasi nukleosiidideks, mis koosnevad puriin- või pürimidiinalusest ja süsivesikust.



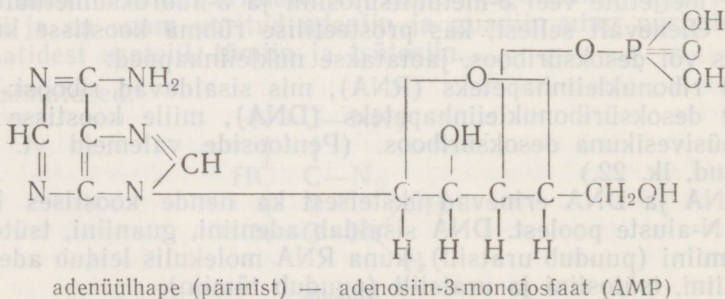
Nukleosiidide kõrval leidub mononukleotiidide hüdroolüsaadis vabu N-aluseid ja riboos- või desoksüriboosfosforhappe estreid.

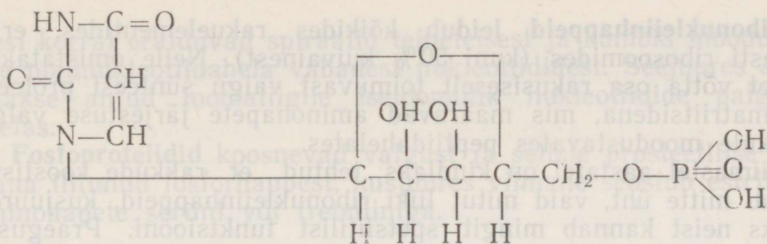


Lähtudes mittetäieliku hüdroolüüsi produktidest, võib järeldada, et üksikkomponentide paigutus nukleotiidides on järgmine:

puriiin- või püri- _____ D-riboos või _____ fosforhappe
 midiinalus _____ D-desoksüriboos

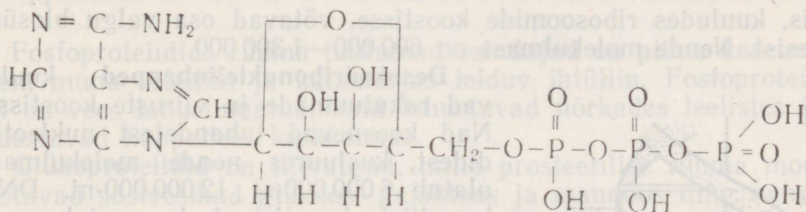
Nukleiinhapete koostisse kuuluvate nukleotiidide moodustumisel seostub fosforhappe estriliselt riboosi teise või kolmanda süsiniku aatomiga, kudedes leiduvates vabades mononukleotiidides aga viienda hüdroksüülrühmaga.





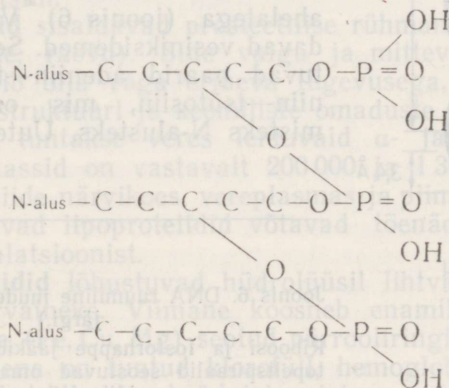
uridüülhape (uridiin-5-monofosfaat,UMP)

Loomsetes kudedes levinuim ja tähtsaim nukleotiid on adenüülhape. Ta võib endaga estriliselt siduda lisaks olemasolevale veel ühe või kaks fosforhappe molekuli ja muutuda vastavalt adenosiindifosfaadiks (ADP) või adenosiintrifosfaadiks.



adenosiintrifosfaat(ATP)

Kõrgmolekulaarsetes nukleiinhapetes (polünukleotiidides) seostuvad nukleotiidid omavahel estrilise sidemega ühe nukleotiidi fosforhappe jäägi ja teise nukleotiidi pentoosi vahel. Skemaatiliselt võib seda kujutada järgmiselt:



Ribonukleiinhappeid leidub kõikides rakuelementides, eriti rohkesti ribosoomides (kuni 50% kuivainest). Neile omistatakse võimet võtta osa rakusiseselt toimuvast valgusünteesi protsessi matriitsidena, mis määravad aminohapete järjestuse valgumolekule moodustavates peptiidahelates.

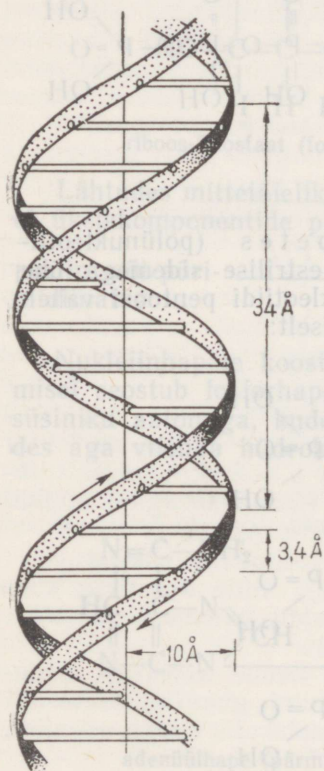
Viimastel aastatel on kindlaks tehtud, et rakkude koostisse kuulub mitte üht, vaid mitut liiki ribonukleiinhappeid, kusjuures igaüks neist kannab mingit spetsiifilist funktsiooni. Praegusel ajal tuntakse:

1) **informatsiooni-RNA** (m-RNA), mille ülesandeks nagu oleks võtta informatsioon tuuma DNA-lt ja kanda see valgusünteesi paika — ribosoomidesse. m-RNA molekulmass on umbes 500 000;

2) **transpordi-RNA** (s-RNA) on madalama molekulmassiga (18 000—35 000), lahustuv, tsütoplasma koostisse kuuluv ja valgusünteesis aminohapete ülekandmisest osavõttev nukleiinhape;

3) tuntakse nn. **ribosomaalseid** ribonukleiinhappeid, mis, kuuludes ribosoomide koostisse, võtavad osa valgusünteesist. Nende molekulmass on 600 000—1 300 000.

Desoksüribonukleiinhapped kuuluvad rakutuumade ja viiruste koostisse. Nad koosnevad tuhandetest nukleotiididest, kusjuures nende molekulmass ulatub 6 000 000-st 12 000 000-ni. DNA keemilist koostist iseloomustab seaduspärasus, mis seisneb puriini ja pürimidiini derivaatide omavahel tasakaalustunud sisalduses. Iseloomulikuks DNA omaduseks on liigspetsiifilisus. DNA molekul koosneb kahest spiraalkujulisest keerdunud polünukleotiidahelast, kusjuures süsivesikust ja fosforhapest koosnevad välisahelad seostuvad omavahel sisemiste puriin-pürimidiin-ahelatega (joonis 6). Viimaseid ühendavad vesiniksidemed. Sel teel moodustuvad paarid adeniin-tümiin ja guaniin-tsütosiin, mis on RNA peamisteks N-alusteks. Uute RNA-de sün-

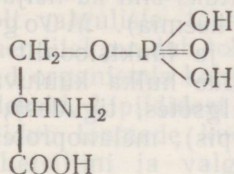


Joonis 6. DNA ruumiline mudel. (Watsoni-Cricki järgi.)

Riboosi ja fosforhappe jääkidest moodustunud topeltspiraalid seostuvad omavahel puriin-pürimidiin-ahelatega.

teesi korral eralduvad spiraalid teineteisest ja kumbki moodustab uue polünukleotiidahela vabadest nukleotiididest. Seejuures säilitatakse antud loomaliigile iseloomulik nukleotiidide paigutus ahelas.

Fosfoproteiidid koosnevad valgust ja sellele prosteetilise rühmana liitunud fosforhapest, kusjuures viimane seostub estriliselt aminohapete seriini või treoniiniga.



seriinfosfaat

Fosfoproteiidide rühma tuntumad esindajad on piima kaseinogeen, muna vitelliin ja kalamarjas leiduv ihtüliin. Fosfoproteiidid on vees lahustumatud, kuid lahustuvad nõrkades leelistes ja sadestuvad happelises keskkonnas.

Glükoproteiidid on liitvalgud, mille prosteetilise rühmana moodustavad süsivesikud glükoos, galaktoos ja mannoos ning nende derivaadid glükosamiin ja galaktoosamiin, samuti väävel- ja äädikhape. Monooside kõrval on glükoproteiidides leitud disahhariide ja polüsahhariide (hüaluroonhapet, kondroitiinväävelhapet ja glükogeeni). Süsivesikute hulk mõnedes glükoproteiidides (mutsiin) ulatub 15%-ni. Glükoproteiide leidub kõhres, sidekoes, silma klaaskehas, maksas, neerudes ja veres. Mõned neist, esinedes vereseerumis ja erütrotsüütides, on määravad faktorid vererühmade spetsiifiliste omaduste moodustumisel. Tüüpiline glükoproteiidide esindaja on sülje ja teiste viskoosete sekreetide koostises leiduv mutsiin.

Lipoproteiidid sisaldavad prosteetilise rühmana lipiide (kolesteriini, fosfatiide, rasvu). Side valgu ja mittevalgulise komponendi vahel võib olla väga erineva tugevusega, mis raskendab lipoproteiidide struktuuri ja keemiliste omaduste uurimist. Suhteliselt paremini tuntakse veres leiduvaid α - ja β -lipoproteiide, mille molekulmassid on vastavalt 200 000 ja 1 300 000. Rohkesti leidub lipoproteiide närvikoes, vereplasmas ja piimas. Rakukestade koostisse kuuluvad lipoproteiidid võtavad tõenäoliselt osa peremeaabluse regulatsioonist.

Kromoproteiidid lõhustuvad hüdrolüüsil lihtvalguks ja mittevalguliseks värvaineks. Viimane koosneb enamikul kromoproteiididel metalliga (Fe, Cu, Mg) seotud pürrooliringidest. Niisuguste kromoproteiididena on tuntud klorofüll, hemoglobiin, müoglobiin ja mõned bioloogilisest oksüdatsioonist osavõtavad fermentid

(tsütokroomid, katalaas, peroksüdaas jt.). Rühma tähtsamad esindajad on kõrgemate loomade vere erütrotsüütide koostisse kuuluvad hemoglobiinid. Viimaste molekulid koosnevad neljast osast, millest igaüks sisaldab heemiga seostunud üksikut peptidaahelat. Heem omakorda sisaldab neli metiinsidemega ($-\text{CH}=\text{}$) liitunud pürrooliringi, mis on seotud kahevalentse rauaga. Kuna on kindlaks tehtud, et hemoglobiini koostisse kuulub neli raua aatomit, tuleb pidada tõestatuks siin ka nelja heemiühiku olemasolu (Hb valemit vt. vere keemia). Müoglobiin on skeleti lihastes leiduv, struktuurilt ja funktsioonilt verevärvainele lähedane ühend. Kromoproteiidide hulka kuuluvad peale nimetatute veel hemotsüaniinid (lülilalgsetes, tigudes), porfüriinalbumiinid (bilirubiin ja biliverdiin sapis), melanoproteiidid (nahas, karvades jm.) jt.

BIOKEEMILISED KOMPLEKSÜHENDID

Elusate kudede ehitust iseloomustab kompleksuse põhimõte. Valgud, lipiidid, süsivesikud jt. protoplasma komponendid ei täida oma ülesandeid puhaste ühenditena, vaid struktuurilt keerukate, omavahel enam või vähem labiilselt seostunud kompleksidena. Kasutades füüsikalisi-keemilisi meetodeid, mis võimaldavad uurida elusaid kudesid natiivses seisundis, rikkumata nende terviklikkust, on osutunud võimalikuks tungida nende äärmiselt labiilsete ühendite ehituse detailsetesse küsimustesse. Nimetatud probleemi uurimise veel vähesed andmed lubavad oletada, et ühendid, mis moodustavad elusa protoplasma, esinevad siin hoopis komplitseeritumal kujul, kui seda varem eeldati.

Biokeemilisi kompleksühendeid iseloomustab vähene püsivus. Nad lagunevad kergesti ultraviolettkiirte, temperatuuri muutuse jt. füüsikaliste, samuti keemiliste faktorite (hapete, leeliste jt.) toimel. Paljud kompleksid lagunevad närvisüsteemi erutus- või pidurdusprotsesside, lihaste väsimuse jt. organismi füsioloogilise seisundi muutuste, eriti aga haiguste korral. Järelikult toimuvad biokeemilistes kompleksühendites pidevad elupuhused muutused, kajastades organismi ainevahetuse seisundit ja tervislikku olukorda.

Keemilise koostise põhjal võib looduslikud kompleksühendid liigitada valk-, lipoproteiid-, glükoproteiid-, lipiid-, mineraalproteiid- jt. kompleksideks.

Valkkompleksid. Eri rühmadesse kuuluvate valkude kompleksi tüüpiliseks esindajaks on aktiinist ja müosiinist koosnev aktomüosiin. See on loomade lihastes põhiline kontraheeruv ühend, mille kaudu orgaanilise aine lõhustumisel vabanev energia muudetakse lihaste tööks. Puhkeseisundis olevas lihases aktomüosiin puudub. Aktiini ja müosiini molekulid asetsevad eraldi, kuivõrd

neis samamärgilised elektrilaengud ületavad kohesioonijõude. Närviimpulsside mõjul muutub vastassuunaliselt toimivate jõudude vahetamine ja aktiin ühineb müosiiniga. Rohkesti leidub kudedes fermentide ühendeid kostruktuuri ehitusse kuuluvate valkudega. Nisuguseid komplekse iseloomustab kiire moodustumine ja lagunemine, millega kaasneb fermenti aktiivsuse langus või tõus. Suure bioloogilise tähtsusega, eriti seoses organismi kaitsereaktsiooniga, on komplekside moodustumine ühelt poolt vere globuliinide ja teiselt poolt valgulistest toksiinide või viiruste vahel. Tekkinud kompleksühenditel puudub toksilisus ja infitseeriv toime, mistõttu nad osutuvad organismis kahjutuks.

Lipoproteiidkompleksid. Lipiididest ja valkudest moodustunud kompleksühendeid leidub loomade kudedes, sekreetides, mikroobides ja viirustes. Letsitiini ja valguühendeid on leitud mao limaskestas, maksas, neerudes ja põrnas. Veres leiduvatest kompleksühenditest on tuntud seerumivalkude ja steriinide või kefaliniinide kompleksid. Viimaste hulka kuulub ka vere koagulatsiooni aktivaator — tromboplastiin. Sageli moodustavad lipiidid komplekse seerumi globuliinidega. Põllumajandusloomade ja lindude veres on kindlaks tehtud rohkesti valgu ja steriinide komplekse. Nende hulk muutub seaduspäraselt, seoses laktatsiooniga, tiinusega, kasvuga jt. organismi seisundi muutustega.

Glükoproteiidkompleksid. Valkude kõrval glükogeeni, glükoosi, glükosamiini jt. süsivesikuid sisaldavaid kompleksühendeid leidub mitmesugustes loomsetes kudedes, sekreetides ja viirustes. Tuntakse kompleksühendeid müosiin-glükogeen, kaseinogeen-glükosamiin, müosiin-dekstriin jt. Nendest kompleks müosiin-glükogeen laguneb töötavas lihases kiiresti ATP toimel. Alaliselt leidub veres valkudega seotud glükoosi, samuti sisaldavad valgu ja süsivesiku komplekse erütrotsüüdid, neerud, maks, kopsud jt. organid.

Mineraalproteiidkompleksid. Valgu ja mineraali kompleksühendid moodustavad arvuka rühma, kusjuures nimetatud ühendite koostises on leitud kõiki tähtsamaid loomsetes kudedes esinevaid makro- ja mikroelemente. Põllumajandusloomade vereseerumis on kindlaks tehtud komplekside kaltsium-albumiin ja kaltsium-globuliin ning rauda, joodi, broomi ja vaske sisaldavate komplekside olemasolu. Valkude mineraalainete sidumise võime oleneb tõenäoliselt aktiivsete tsentrite arvust molekulis, mis omakorda sõltub keskkonnatingimustest — temperatuurist, valgu kontsentratsioonist, pH-st jt. Nimetatud kompleksühendite hulk loomade veres väheneb või suureneb märgatavalt seoses organismi füsioloogilise seisundi muutumisega. Nii suureneb tiinete lehmade veres järsult joodi sisaldava valgu hulk, mis aga pärast poegimist normaliseerub.

Ulalloetletud kompleksühendite kõrval leidub loomsetes kudedes rohkesti komplekse, mis moodustuvad lipiididest, lipiididest

süivesikutega, samuti valkudega seotud hormoone, vitamiine, fermente, alkaloide ja pigmente. Kompleksühendid võivad tekkida mitte ainult kahest, vaid ka kolmest, neljast jne. komponendist. Niisuguseid hulgakomponendilisi komplekse leidub mitokondrites, tuumades, mikrosoomides jt. rakustruktuurides. Tõenäoliselt etendavad nad organismi eluvaldustes olulist osa.

FERMENDID

Elusates kudedes toimuvaid keemilisi protsesse iseloomustab suur kiirus. Ained, mis väljaspool organismi, tavalistes temperatuuri- jt. tingimustes, väga aeglaselt muutuvad või praktiliselt ei muutu (näiteks süivesikud), lagunevad loomorganismis kiiresti. Suur hulk organismis kulgevaid keemilisi reaktsioone on laboratooriumitingimustes reprodutseeritavad ainult siis, kui rakendatakse kõrget temperatuuri, rõhku, leelisi või happeid. Näiteks hüdrolüüsib tärklis *in vitro* tugeva happe keskkonnas ja kõrgel temperatuuril. Seedetraktis laguneb ta aga kiiresti monosahhariidideks eriliste biokatalüsaatorite toimel peaaegu neutraalses keskkonnas. Neid biokatalüsaatoreid nimetatakse fermentideks. Nimetus «ferment» on tuletatud ladinakeelsest sõnast «*fermentatio*», s. t. käärimine, protsess, mis kulgeb gaaside eraldumisega. Paralleelselt mainitud terminiga kasutatakse ka nimetust «ensüüm» (kr. k. *zyme* — pärm). Praegusel ajal kasutatakse mõlemaid sünonüümidena.

Fermentide toimel lagunevad seedetraktis toiduainete keemilised sidemed. Toitained lõhustuvad oma ehituskomponentideks ja resorbeeruvad. Fermentatiivse sünteesi protsessis ehitatakse neist osakestest kehaomased ained või kasutab organism need energietilisteks vajadusteks, kusjuures tekivad energiavabad või vähese energiasaldusega eritusproduktid (süsihappegaas, vesi, kusiaine jt.). Fermentid on elusorganismides pidevalt toimuva ainevahetuse liikumapanevaks jõuks. Nende abil koordineeritakse ja juhitakse ainevahetust kujundavaid keemilisi reaktsioone.

Fermentatiivseid protsesse tunneb ja rakendab inimkond igapäevases elus juba väga vanast ajast alates. Nii tunti juba ammu piima hapendamist, juustu valmistamist, suhkru käärimist alkoholiks jne.

Fermentide uurimise ajaloost. Kaasaegne kujutus fermentidest kui bioloogilistest katalüsaatoritest on tekkinud enam kui poolteist sajandit kestnud uurimistöö alusel. Esimesena iseloomustas fermente K. Kirchoff (1814), kellel õnnestus linnastest saadud vesiekstrakti abil esile kutsuda tärklise hüdrolüüsi. Mõned aastad hiljem kirjeldati sülje amülaasi ja maomahlas leiduvat pepsiini. Fermentide tähtsusele elusates kudedes toimuvates keemilistes protsessides juhtis esimesena tähelepanu

Y. J. Berzelius (1836). XIX sajandi teisel poolel äratasid fermentide uurimise alal huvi A. J. Danilevski tööd. Fermentide isoleerimiseks ja puhastamiseks kasutas ta esimesena adsorptsioonimeetodit sellele järgneva elueerimisega. Sama meetodit rakendas hiljem fermentide uurimisel edukalt saksa biokeemik R. Willstätter.

Suurt tähtsust fermentide keemia arengus etendavad L. Pasteuri (1871) ja sajandi lõpul (1894) avaldatud E. Fischeri tööd. Elusas koes toimuvate oksüdatsiooniprotsesside fermentatiivset külge uurisid A. N. Bach ja V. J. Palladin, O. Warburg, H. Wieland jt. Silmapaistvaid tulemusi on fermentidealastes uurimistes saavutanud D. Sumner ja J. H. Northrop, kes töötasid välja uue fermentide isoleerimise ja puhastamise meetodi, mille abil rida fermente, sealhulgas ureaas (1926), pepsiin (1930) jt., on saadud kristalsel kujul. Teadus fermentidest — ensümolooia — areneb praegusel ajal kiiresti. Ta on kujunenud kaasaegse biokeemia üheks tähtsamaks haruks.

FERMENTIDE MOODUSTUMINE ORGANISMIS. PROFERMENTID

Fermentide nagu kõikide elusa koe koostisosade süntees ja lõustumine alluvad organismis kehtivatele üldistele seaduspärasustele. Iga kude ja iga rakk on võimeline sünteesima fermente oma spetsiifilise ainevahetuse otstarbeks. Rakus leiduvate fermentide hulk võib seejuures olla küllalt suur. Seoses sellega tuleb järeldada, et ülekaalukas osa (või isegi kõik) raku valkudest kuulub fermentide hulka. Kudedes ja organites jaotuvad fermentid ebaühtlaselt. Nende moodustumist määravad koe talitluslikud iseärasused. Näiteks leidub fermenti argininaasi, mis lõhub arginiini, ainult imetajate maksas, teistes organites ta praktiliselt puudub. Normaalselt funktsioneerivas organismis on fermenti hulk kudedes ja organites peaaegu konstantne ning iseloomulik ainevahetuse tüübile. Fermentide, samuti teistegi spetsiifiliste valkude süntees rakus määratakse geenide poolt. Seega on organismi pärilikkusühikute (geenide) olemasolu järeldatav fermentide määramise kaudu. Mõnede fermentide aktiivsuse suurenemise või vähenemise kajastuvad iseloomulikult organismi tervislik seisund, kasvu intensiivsus jne. Seedefermentide moodustumine sõltub oluliselt toidu hulgast ja omadustest; üldreeglinna kohaneb seedetrakti talitus toitumisrežiimiga ja toidu koostisega.

Seedefermente produtseeritakse seedekanali limaskestast näärmetes ja spetsiaalsetes näärmelistes organites (pankreas). Paljud fermentid esinevad kudedes ja rakkudes või eritatakse sealt inaktiivsetena. Teatud tingimustes nad aktiveeruvad. I. P. Pavlovi ja tema kaastöölise uuringutest nähtub, et rida fermente

leidub seedetrakti nõres inaktiivsetena või siis väheaktiivsel kujul. Kirjeldatud mehhanismi kaudu osutub võimalikuks suunata fermenti toimet teatavale ajale ja regioonile ning kaitsta teatavaid organeid fermenti mõju vastu. Inaktiivses vormis esinevaid fermente nimetatakse profermentideks. Näiteks sünteesitakse mao limaskestast näärmetes pepsinogeeni, mis aktiveerub soolhappe juuresolekul, muutudes pepsiniks. Pankrease inaktiivne proteinaas trüpsinogeen aktiveerub peensooles enterokinaasi toimele. Lipaase aktiveerivad sapphapped. Profermentide aktiveerumise mehhanism ei ole kõikide fermentide puhul identne. Mõned fermentid (katepsiin, arginaas jt.) on tõenäoliselt aktiivsed ainult taandatud vormis, mistõttu nad nõuavad redutseerivate ainete juuresolekut. Mõningail juhtumil (trüpsinogeen → trüpsiin) seisneb profermenti aktiveerumine viimase koostises leiduva paralüsaatori eemaldamises.

FERMENTIDE ERALDAMISE JA PUHASTAMISE MEETODID

Fermentide isoleerimise objektiks võib olla elusa organismi iga organ ja rakk. Kuivõrd fermentid kuuluvad valkkomplekside hulka, tuleb arvestada, et ükskõik millise organismi koostisosasse kuuluval valgul on suuremal või vähemal määral ka fermentatiivne aktiivsus. Eksperimentaalselt on see asjaolu kindlaks tehtud lihasevalgul müosiinil jt. valkudel.

Mõningad fermentid leiduvad rakkude protoplasmas inaktiivsel kujul profermendina. Sageli on ferment tihedalt seotud kostruktuurielementidega, näiteks koehingamissüsteemi kuuluvad fermentid raku mitokondritega. Niisuguseid fermente on võimalik isoleerida alles pärast raku struktuuri lõhkumist. Üldreeglina tuleb fermentide eraldamisel ja puhastamisel arvestada fermenti ja raku vahelise seose tugevust. Mida kindlam see seos on, seda raskem on vastavat kude kasutada fermentide isoleerimise lähtematerjalina.

Kaasaegse molekulaarbioloogia uurimismeetodid on võimaldanud selgitada fermentide ja fermentisüsteemide (samasuunaliselt, üksteisega seostunult toimivate fermentide) lokalisatsiooni üksikküsimusi mitte ainult rakus, vaid ka raku struktuurielementides. Nii on teada, et ribosoomides asuvad valgu sünteesi katalüüsivad fermentid. Rakutuumas paikneb 16 fermentist koosnev glükolüüsi fermentisüsteem ja mitmeid teisi fermente. Kõige fermentirikkamad rakuorganoidid on mitokondrid, sisaldades β -oksüdatsiooni fermentisüsteemi (15 fermenti), trikarboonhapete tsükli 12 fermenti, aminohapete ja lipoidide sünteesi fermentisüsteeme jne.

Seedefermentide uurimisel on sobivaks materjaliks seedetrakti nõre, mis kujutab endast fermentide suhteliselt kontsentreeritud

vesilahust. Puhtaid seedenõresid on võimalik saada, asetades fistuleid uuritavasse seedetrakti ossa — makku, peensoolde jm.

Fermentide isoleerimiseks kudedest ja organitest ekstraheeritakse peenestatud (homogeniseeritud) uurimisobjekti kas veega, nõrga soolalahusega, happega või leeliselega. Rakke on võimalik purustada ka matsratsiooni või autolüüsi teel ja kõrge rõhu all. Sel teel saadud ekstrakt sisaldab mitmeid fermente, aga ka rohkesti mitmesuguseid lisandeid, mistõttu ekstrakti tuleb puhastada. Tavaliselt vabastatakse koeekstrakt või seedetrakti nõre dialüüsil esimeses järjekorras madalmolekulaarsetest ainetest, misjärel allutatakse mitmesugustele puhastamismenetlustele.

Adsorptsioonimeetod. Mainitud meetodit rakendas Danilevski fermentide puhastamiseks, hiljem täiendas ja parandas seda Willstätter. Adsorbentidena kasutatakse aktiivsütt, kaoliini jt. adsorbente. Pärast koeekstrakti töötlemist adsorbendiga eraldatakse viimane filtreerides või tsentrifuugides. Et fermenti adsorbendi pinnalt eemaldada, kasutatakse elueerimist, s. t. fermenti vabastamist tahkest faasist ja üleviimist lahustunud olekusse. Elueerimine toimub nõrkade hapete või leelistega. Tavaliselt osutub uuritava fermenti puhastamisel vajalikuks adsorptsiooni koos järgneva elueerimisega mitu korda korrata.

Fermentide soolutamine (väljasoolamine) ja sadestamine. Fermentide soolutamiseks kasutatakse leelismetallide sooli, samuti teisi dehüdratiseerivaid aineid, nagu ammooniumsulfaati, alkoholi ja atsetooni. Sel teel on võimalik saada emalahustes hästi püsivaid iseloomuliku kujuga kristalseid fermente. Kuivatamisel need lagunevad ja muutuvad amorfseks mssiks. Käesoleva ajani on kristalsel kujul saadud umbes 150 fermenti. Kristalsed fermentid on kõrge katalüütilise aktiivsusega, mis ei vähene ka mitmekordisel ümberkristalliseerimisel.

Praegusel ajal rakendatakse eelkirjeldatud meetodite kõrval fermentide puhastamiseks sageli kromatograafiat ionivahetajatel, elektroforeesi jt. meetodeid.

FERMENTIDE ÜLDISED OMADUSED

Bioloogilisi katalüsaatoreid iseloomustab kõrge katalüütiline aktiivsus. Juba väga suures lahjenduses võib ferment mõjustada substrati, s. t. ainet, millesse ta toimib. Näiteks tärklisist lõhustav ferment amülaas avaldab substraadisse toimet isegi lahjenduses 1:1 000 000. Veel aktiivsem on polüfenoole lõhustav ferment peroksüdaas, mis toimib lahjenduses 1:5 000 000. Üks katalaasi molekul võib ühe minuti jooksul lõhustada 5 000 000 vesinikülhipendi molekuli jne.

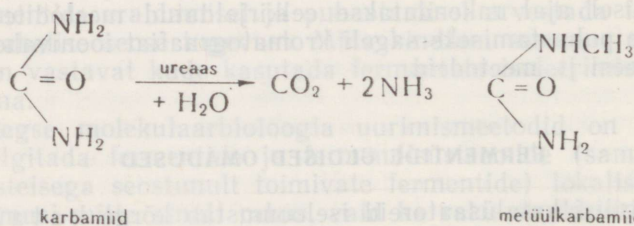
Toime pöörduvus. Fermentid nagu katalüsaatorid üldse mõjustavad keemilise reaktsiooni kiirust. Nagu mittebioloogilised katalüsaatorid, on ka need pöörduvad.

lüsaatorid, võivad nad kiirendada nii ainete lõhustumist kui ka sünteesi. Näiteks esteraas (ferment, mis katalüüsib estrite lõhustumist ja sünteesi) hüdrolyüsib vesikeskkonnas juuresoleva estri alkoholiks ja happeks. Kui aga esteraas asetada ekvimolekulaarsesse alkoholi ja happe segusse, tekib ester. Viimase kontsentratsioon kasvab dünaamilise tasakaalu tekkimiseni hüdrolyüsi- ja sünteesiprotsessis.

Termolabiilsus. Tundlikkus keskkonna temperatuuri vastu, mis tuleneb fermenti valgulisest koostisest, on iseloomulik kõikidele bioloogilistele katalüsaatoritele. Fermentide aktiivsus väheneb seoses keskkonna temperatuuri tõusuga üle optimaalse normi. Samuti on ferment külmumistäpi lähedal väheaktiivne, külmunud olukorras aga võrdub fermenti aktiivsus nulliga. Toatemperatuuri tingimustes suurendab reaktsioonikeskkonna temperatuuri tõus 10° võrra reaktsiooni kiirust üldiselt kahekordselt. See kestab kuni $40\text{--}50^\circ$ -ni; edasisel kuumutamisel hakkab fermentatiivne aktiivsus vähenema ja kuumutamisel üle 80° inaktiveeruvad fermentid täielikult. Loomsed fermentid on kõige aktiivsemad normaalse temperatuuri, s. o. $37\text{--}40^\circ$ juures. Taimsete fermentide tundlikkus on temperatuuri muutuste suhtes mõningal määral väiksem. Näiteks p a p a i n (taime proteinaas) näitab suuri aktiivsust 65° piirkonnas.

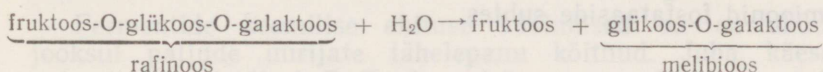
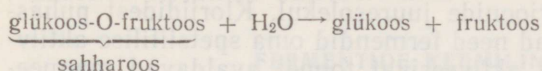
Spetsiifilisus. Üheks iseloomulikumaks fermentide omaduseks on nende toime spetsiifilisus. Sageli mõjustavad juba väga väikesed erinevused substraadi struktuuris fermenti toimet antud reaktsioonis. Iga ferment toimib kindlalt piiritletud ühenditesse või siis keemilise sideme tüübisse erinevates ühendites.

Näiteks ferment ureaas kiirendab kusiaine hüdrolyüsi, kuid ei toimi metüülkarbamiidisse.



Kui keemiline side või rühm, millesse ferment toimib, asetseb erinevates ühendites, siis üldreeglina toimib neisse ühenditesse sama ferment, kusjuures tekivad aga erinevad lõpp-produktid. Näiteks s a h h a r a a s lõhustab sahharoosi molekulis glükosiidse sideme glükoosi ja fruktoosi vahel ning reaktsiooni lõpp-produktideks on glükoos ja fruktoos. Sama sahharoas toimib ka trisahhariidisse rafinoosisse, mis koosneb fruktoosist, glükoosist ja galak-

toosist. Kuid antud juhtumil lõhustab sahharas sideme ainult fruktoosi ja glükoosi vahel, jättes puudutamata glükosiidse sideme glükoosi ning galaktoosi vahel. Reaktsiooni lõpp-produktiks on siin fruktoos ja disahhariid melibioos. Viimane võib β -glükosidaasi (emulsiini) toimel edasi hüdrolüüsuda galaktoosiks ja glükoosiks:



Mõningail juhtumel avaldub spetsiifilisus selles, et mitme stereoisomeeri esinemisel toimib ferment ainult ühesse neist. Mõned pärmseente tüved või neist isoleeritud ferment sümaas toimivad käärivatalt ainult D-suhkrutesse, kuid mitte L-suhkrutesse.

Stereokeemiline spetsiifilisus ei ole iseloomulik ainult lõhus-
tumisreaktsioonidele, vaid ka fermentatiivsele sünteesile.

On teada juhtumeid, kus ferment katalüüsib teatavat reaktsiooni sõltumatult substraadi keemilisest ehitusest. Näiteks mitmesuguste aminohapete desamiinimist katalüüsib üks ferment — aminohapete desaminaas. Seega on ferment spetsiifiline antud reaktsiooni tüübile.

pH mõju fermentide aktiivsusele. Fermentide aktiivsus sõltub oluliselt keskkonna reaktsioonist. Enamik fermente on maksimaalselt aktiivsed neutraalses keskkonnas, mõned aga nõuavad nõrgalt leeliselist või ka happelist keskkonda. Tabelis 7 on toodud andmed mõningate fermentide optimaalsete pH väärtuste kohta.

Tabel 7

Mõnede fermentide optimaalsed pH väärtused

Fermendi nimetus	pH	Fermendi nimetus	pH
Pepsiin	1,5—2,5	Maltaas, soole	6,1
Sahharas, pärm	4,6—5,0	„ pärm	6,6
		„ linnase	4,5—5,0
Amülaas, sülje	6,9—7,0	Sümaas	4,5—6,5
„ linnase	5,2	Katalaas	7,0
Lipaas, maonõre	6,0	Trüpsiin	8,0—9,0
„ pankrease	7,0—8,5	Ureaas	7,2—7,9
		Arginaas	9,8

Fermentide aktiivsuse erinevus sõltuvalt keskkonna pH muutustest on tõenäoliselt tingitud fermendi molekuli dissotsiatsiooni ulatusest. Ferment on kõige aktiivsem isoelektrilises olekus, s. t.

sellises pH piiralas, kus molekulil puudub kalduvus liikuda nii anoodi kui ka katoodi suunas. Suur tundlikkus keskkonna pH suhtes on iseloomulik kõigile fermentidele; mittebioloogilistel katalüsaatoritel avaldub see omadus väiksemas ulatuses.

Vesinikioonide kõrval mõjustavad fermentide aktiivsust ka mõningad teised ioonid. Nii aktiveeruvad loomsed ja taimsed amülaasid märgatavalt kloorioonide juuresolekul. Kloriididest puhastatud keskkonnas kaotavad need fermentid oma spetsiifilise aktiivsuse. Eeltooduga sarnast aktiveerivat toimet avaldavad magneesiumioonid fosfataaside suhtes.

FERMENTIDE AKTIVAATORID JA PARALÜSAATORID

Fermentide aktiivsust mõjustab rida tegureid. Mõningaid nendest vaatlesime eespool. Peale mainitute aktiveerib fermente või siis vähendab nende aktiivsust veel rida aineid. Neid ühendeid, mille juuresolekul fermenti toime aktiivsus suureneb, nimetatakse aktivaatoriteks. Aineid, mis fermenti toimet pidurdavad, tuntakse paralüsaatorite ehk inhibiitorite nimetuse all.

Paljudel juhtumitel on fermentide aktivaatoriteks kahevalentsed katioonid (Ca^{++} , Mn^{++} , Mg^{++} , Co^{++} jt.), kuid ka anioonid (Cl^- jt.) ja mitmed orgaanilised ained. Pankrease lipaasi aktiveerivad näiteks sapphapped, arginaasi C-vitamiin jne.

Eelkirjeldatud mittespetsiifiliste aktivaatorite kõrval produtseeritakse loomorganismis keemilisest küljest vähe uuritud spetsiifilisi aktivaatoreid. Neid nimetatakse kinasaasideks. Nii tuntakse peensoole nõres leiduvat enterokinaasi, mille toimel trüpsinogeen aktiveerub trüpsiiniks, vere trombokinaasi jt.

Paralüsaatoritena toimivad sageli ühendid, mis reageerivad fermenti aktiivse rühmaga ja inaktiveerivad fermenti. Niisuguste ainetena tuntakse raskemetallide sooli. Juba väikeste koguste esinemise korral keskkonnas, mis veel ei põhjusta valkude denatureerumist, astuvad nad reaktsiooni fermentide SH-rühmadega ja pidurdavad sellega fermenti funktsioone. Sinihape ja tema soolad seovad raua hemifermentides (katalaas, peroksüdaas jt.); samasugust paralüseerivat toimet avaldavad fluorioonid magneesiumi sisaldavatesse fermentidesse. Toime järgi ei moodusta paralüsaatorid kõikide fermentide suhtes ühtsete omadustega ainetest rühma. Ühendid, mis mõningatele fermentidele osutuvad paralüsaatoriteks, võivad teiste aktiivsust suurendada. Näiteks tsüaniidid (sinihappe soolad), mis blokeerivad peaaegu täielikult hingamisfermente, suurendavad taimsete proteinaaside — papaiini, katepsiini ja mõnede teiste fermentide aktiivsust.

Paralüsaatorite toimemehhanismi tuntakse vähe. Tõenäoliselt on paralüsaator võimeline siduma mõningaid aktiivseid rühmi

fermendi molekulis (aktiivseid tsentrumeid) või astuma keemilise reaktsiooni selle toimerühmaga.

Spetsiifiliste paralüsaatoritena funktsioneerivad nn. anti-fermendid — antipepsiin ja antitrüpsiin, samuti mõned fermentidega seostunud polüpeptiidid. Viimaste eraldumisega kaasneb fermendi aktiveerumine

FERMENTIDE KEEMILINE EHITUS

Fermentide keemilise ehituse küsimused on aastakümnete jooksul paljude uurijate tähelepanu köitnud. Juba käesoleva sajandi algul leidis I. P. Pavlov, et koera maonõre fermentatiivne aktiivsus on proportsionaalne valgu hulgaga nõres. R. Willstätteri arvates oli valgu ülesandeks etendada fermendi toimerühma passiivse kolloidalse «kandja» osa. Vastavalt sellele seisukohale kujunesid välja ka fermendi koostisosade nimetused: valguline osa *feroon* (lad. k. *fero* — kannan) ja toimerühm *agoon* (lad. k. *ago* — toimin). Alles hiljem selgitati, et kahekomponendiline ehitus on iseloomulik ainult osale fermentidest, mistõttu võeti kasutusele ka komponendid uued, bioloogilistele omadustele enam vastavad nimetused: valgulist osa nimetati *apofermendiks*, prosteetilist rühma *kofermendiks*. Järelikult võib fermentid nagu valgudki ehituse alusel jaotada kahte suuremasse rühma — ühe- ja kahekomponendilisteks, mis vastab valkude klassifikatsiooni printsiipidele.

Ühekomponendilisi ehk **proteiinfermente** iseloomustab koostislik ühtsus; nende molekulid ei lagune dialüüsil. Osa proteiinfermente (pepsiin, trüpsiin, ureaas) sarnanevad ehituselt globuliinidega, teised (maksas esteraasid) albumiinidega, kolmandad (papaiinid) prolamiinidega jne. Paljusid fermente tuntakse nende aminohappelise koostise poolest, kusjuures on selgitatud ka mõnede (ribonukleasid, trüpsiin, tsütokroom c jt.) sisestruktuur, s. t. aminohapete paiknemise järjestus molekulis.

Ühekomponendiliste fermentide spetsiifilise toime kandjateks pole võrdselt kõik struktuurielemendid, vaid ainult teatud kindlad regioonid fermendi molekulis, nn. aktiivsed tsentrumid. Need moodustuvad tavaliselt mõnekümnest aminohapest, mille aktiivsete rühmade kooskõlastunud talitus määrab iga aktiivse tsentrumi toime spetsiifikat. Üksikute aatomirühmade (-SH, -NH₂ jt.) blokeerimise kaudu on selgitatud, et ühekomponendiliste fermentide funktsionaalseteks rühmadeks on:

- a) asparagiin- ja glutamiinhappe COOH-rühmad;
- b) lüsiini NH₂-rühmad;
- c) arginiini guanidiinrühmad;
- d) trüptofaani indoolrühmad;
- e) seriini ja treoniini OH-rühmad;
- f) tsüsteiini tiolrühmad jne.

Trüpsiini, kümotrüpsiini, trombiini ja koliinesteraasi on võimalik inaktiveerida, blokeerides nende molekulides seriini OH-rühma. Tavaliselt kuulub aktiivse tsentrumi koostisse mitu funktsionaalset rühma, mille kaudu ferment astub kontakti substraadi molekuliga. Olulist osa fermenti spetsiifiliste omaduste ja aktiivsuse kujundamisel etendab polüpeptiidahelate aetus fermenti molekulis. Nagu teada, moodustub valgu molekul polüpeptiidahelatest keerdunud spiraalidest. Natiivsetes valkudes põimuvad need spiraalid globuliteks ja tekitavad seega molekuli tertsiarse struktuuri. See struktuuriseisund etendab fermenti aktiivsuse seisukohalt väga olulist osa. Kui peptiidahelates aktiivsed rühmad paiknevad üksteisest suhteliselt kaugel, siis ahelate põimudes need lähenevad ja koonduvad üheks tervikuks, fermenti spetsiifilisust jt. omadusi määravaks aktiivseks tsentrumiks. Kui mõnede välistingimuste mõjul polüpeptiidahelate paigutus valgu tertsiarses struktuuris muutub, lagunevad aktiivsed tsentrumid ja ferment kaotab oma katalüütilise toime.

Kahekomponendilised fermentid moodustuvad valgulisest apofermendist, millele liitub prosteetiline rühm (koferment). Seega on kahekomponendilised ehk proteiidfermendid kompleksühendid (nn. holofermendid), mille komponendid on omavahel vähem või rohkem labiilselt seostunud. Toimerühmadeks nendes fermentides on profüriinid, vitamiinid, nukleosiidfosfaadid jt. ning nende kondensatsioonil moodustunud ühendid. Fermenti spetsiifilisust mõjustab esijoones selle valguline osa. Seetõttu võib sama toimerühma erinevatele kolloidsetele komponentidele liites saada eri omadustega fermente. Sageli loetakse kofermentide hulka ka valkudega seostumatuid madalmolekulaarseid ühendeid, mis on vajalikud ühe või teise fermenti aktiveerimiseks. Sel juhul tuleb kofermentideks pidada näiteks Mg^{++} jt. metalli ioone. Neid tuntakse praegusel ajal spetsiaalsete anorgaaniliste kofaktorite nimetuse all. Kofermenti mõiste võtsid käesoleva sajandi algul kasutusele A. Harden ja V. Young pärmiekstraktis avastatud termostabiilse orgaanilise toimeaine iseloomustamiseks. Nagu hiljem selgitati, osutus selleks nikotiinamiidi, riboosi ja fosforhapet sisaldava nn. püridiinkofermentide rühma üks esindajaid. Toime järgi võib kofermente rühmitada järgmiselt:

I. Redoksfermentidega (EC 1) seostunud vesiniku ja elektronide ülekandjad.

II. Transferaasidega (EC 2) seostunud rühmade ülekandjad.

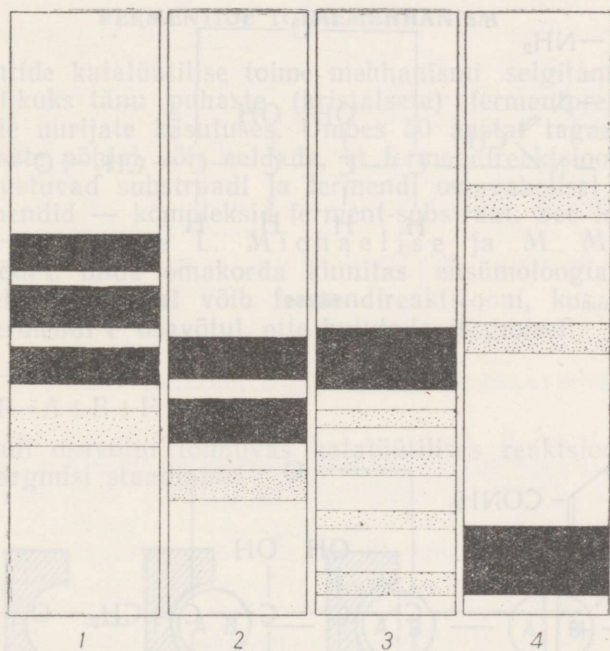
III. Sünteesi, isomerisatsiooni ja süsinikuahelate lõhustumist katalüüsivate fermentidega (EC 4, EC 5 ja EC 6) seostunud kofermendid.

Toimerühma ehitust, üksikkomponentide omavahelist seostumist iseloomustab lk. 70 toodud nikotiinamiidadeniindinukleotiidi (NAD) struktuur:

Isofermendid. Fermente, mis katalüüsivad üht ja sama reaktsiooni, kuid erinevad oma valgulise komponendi ehituse poolest, nimetatakse isofermentideks.

Isofermendid võivad üksteisest erineda aminohappelise koostise, immunokeemiliste ja kineetiliste omaduste, termostabiilsuse, pH optimumi ning teiste omaduste poolest. Loomorganismides on avastatud rohkesti isofermentidest koosnevaid fermente, nagu laktaatdehüdrogenaas, glükoos-6-fosfaat-dehüdrogenaas, fosfataas, amülaas, heksokinaas jt. Laktaatdehüdrogenaasi rühmast on rohkem uuritud viit isofermenti, mis erinevad üksteisest polüpeptiidahelate paiknemise poolest. Nimetatud isofermentide molekulid koosnevad neljast polüpeptiidahelast, kusjuures viimaseid on kahte tüüpi. Sõltuvalt sellest, missugustest polüpeptiidahelatest uuritava organi laktaatdehüdrogenaas on moodustunud ja millises järjestuses need paiknevad, võime saada erineva ehitusega, kuid ühesuguse funktsionaalse aktiivsusega fermente.

Isofermente diferentseeritakse koeekstraktide või vereseerumi elektroforeesi abil (joonis 7).



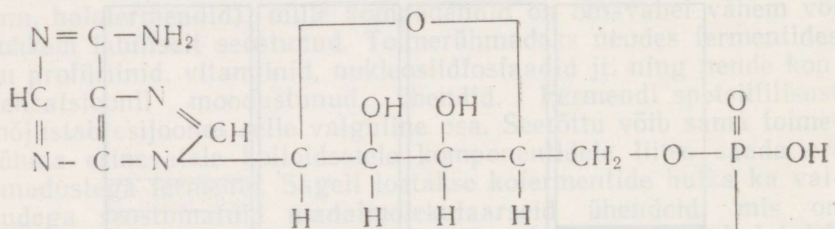
Joonis 7. Südamelihase laktaatdehüdrogenaasi isofermentide elektroforegrammi skeem. (Wilkinsoni järgi.)

1 — hiir, 2 — pull, 3 — küülik, 4 — kanapoeg.

Kliinilises biokeemias uuritakse isofermente patoloogiliste protsesside iseloomustamiseks. Isofermentide spektri muutused kudedes on niivõrd spetsiifilised, et võimaldavad uurimistulemusi diagnoosi kindlustamiseks edukalt kasutada.

Allosteirilised ferendid. Täites katalüütilist funktsiooni, etendavad ferendid ka spetsiifiliste regulaatorite osa. Elusrakk ja paljurakuline organism tervikuna kujutavad endast väga täiuslikku isereguleerivat süsteemi. Regulaatsioonimehhanism vajab sidekanalite olemasolu, mille kaudu antakse edasi informatsiooni. Kuid isereguleerival süsteemil peab olema ka tagasiside, sest kõrgem organ vajab teateid juhitava süsteemi olukorrast ja vastavalt sellele tuleb tal muuta oma talitlust. On ilmne, et elusorganismi kohanemisvõime mitmesuguste sise- ja välistingimustega ei ole mõeldav tagasisideta.

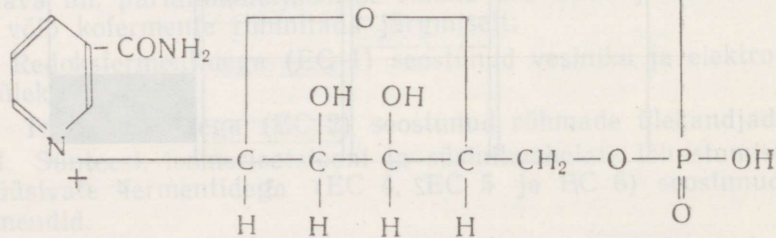
Niisuguse tagasiside ülesannet kannavad elusorganismides nn. allosteirilised ferendid. H. Umbarger (1956) näitas esmakordselt, et järjestikulistes fermentreaktsioonides võib lõpp-pro-



adeniin

riboos

fosforhape



nikotiinamiid
(PP-vitamiin)

riboos

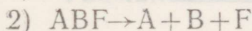
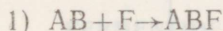
fosforhape

dukt mõjustada selle fermenti aktiivsust, mis katalüüsib hoopis reaktsioonitsükli esimest protsessi, ilma et nimetatud metaboliidil oleks midagi ühist antud fermenti substraadiga. Näiteks *E. coli* treoniindesaminaas, mille substraadiks on treoniin, paralüüsitakse isoleutsiini — vastava reaktsiooniahela lõpp-produkti poolt.

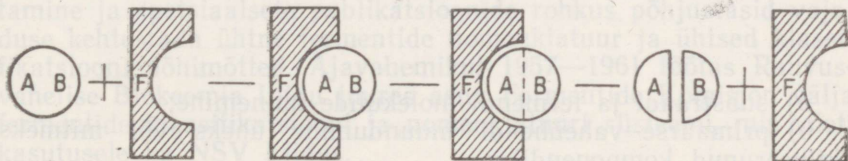
Allosteerilisteks nimetatakse fermente, millel substraadiga reageeriva aktiivse tsentri kõrval on mingi spetsiifiline piirkond (keskus), mis võib reageerida veel mõnede teiste ühenditega. Selliseid ühendeid nimetatakse allosteerilisteks efektoriteks ja nende kaudu toimub allosteeriliste fermentide aktiivsuse regulatsioon. Efektori toime korral teatavasse ossa fermenti molekulis muutub viimase tertsiaarne või kvaternaarne struktuur ja sellega seoses aktiivse tsentri koostisse kuuluvate funktsionaalsete rühmade asetus. Sõltuvalt valgu molekuli struktuuri muutustest võib sellele järgneda fermenti aktiivsuse suurenemine või vähenemine. Allosteerilised ferendid etendavad olulist osa rakusiseses ainevahetuse regulatsioonis. Praegu tuntakse mõnikümme allosteerilist fermenti.

FERMENTIDE TOIMEMECHANISM

Fermentide katalüütilise toime mehhanismi selgitamine osutus võimalikuks tänu puhaste (kristalsete) fermentpreparaatide olemasolule uurijate käsutuses. Umbes 50 aastat tagasi korraldatud katsete põhjal võis eeldada, et fermentireaktsioonide käigus moodustuvad substraadi ja fermenti omavahelisel ühinemisel vaheühendid — kompleksid ferment-substraat. See idee leidis teadusliku põhjenduse L. Michaelise ja M. Menteni (1913) töödes, mida omakorda kinnitas ensüömoloogia hilisem areng. Eeltoodu põhjal võib fermentireaktsiooni, kus aine AB laguneb fermenti F osavõtul, ette kujutada järgmiselt:

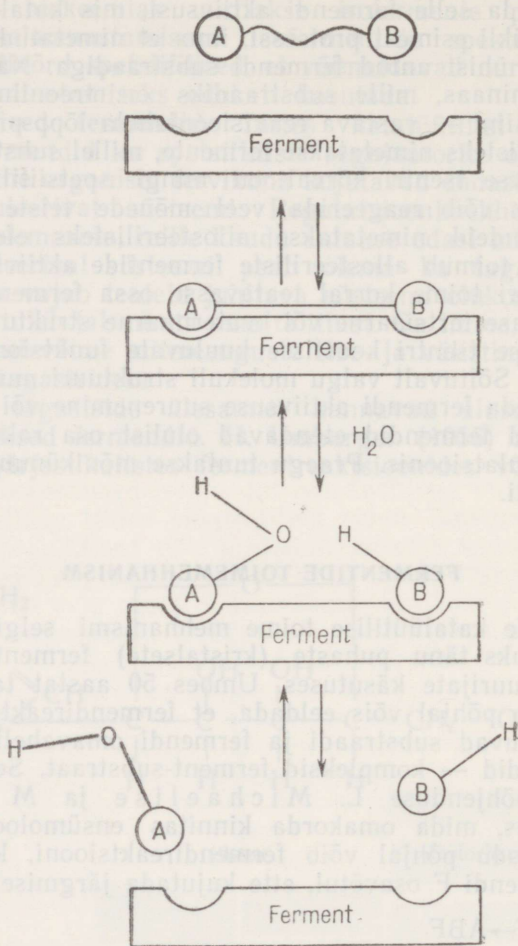


Fermenti osavõtul toimuvast katalüütilisest reaktsioonist võib eristada järgmisi staadiume:



Joonis 8. Kompleksi ferment-substraat moodustumine ja lagunemine.

F — ferment, AB — substraat.



Joonis 9. Substraadi kovalentsete sidemete pinge suurendamine kompleksi ferment-substraat moodustumisel.

AB — substraat.

- substraadi ja fermenti molekulide ühinemine;
 - primaarse vaheühendi muundumine üheks või mitmeks aktiveerunud komponendiks;
 - reaktsiooni lõpp-produktide eraldumine fermentist.
- Kirjeldatud järjestikuseid reaktsioone kujutab joonis 8. Ülekandereaktsioonides, kus ferment etendab teatavate keemi-

liste rühmade aktseptori osa, tekivad vaheühendid, mille koostisse ei kuulu kogu substraadi molekul, vaid ainult selle teatav osa.

Fermentide kui reaktsioonide kiirendajate toime baseerub nende omadusel vähendada aktiveerimisenergiat. Kui sahharoosi hüdroolüüsiks $C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O \rightarrow 2C_6H_{12}O_6$ vajalik aktiveerimisenergia katalüsaatori osavõtuta on 32 kalorit (SI süsteemis 134 J) mooli kohta, siis fermenti sahharoosi juuresolekul väheneb see 9,4 kalorini (SI süsteemis 39 J). Seejuures ei muuda ferment reaktsiooni tasakaaluseisundit, vaid ainult kiirendab protsessi aktiveerimisenergia vähenemise arvel. Siiski see reaktsioonistadium, milles moodustuvad või katkevad kovalentsed sidemed, on suhteliselt aeglane. Sellest, missuguseid muutusi teeb läbi substraadi osake kompleksis ferment-substraat üleminekustadiumis, pole üksikasjalikku ülevaadet. Võib eeldada, et tema struktuur modifitseerub nii, et sellega kaasneb sidemete tugevuse (energeetilise barjääri) vähenemine, mistõttu reaktsioon saab võimalikuks. Ferment võib substraadi molekulis esile kutsuda muutusi, mis vähendavad sidemete vastupidavust (võimalik, et elektronide ümberpaigutumise kaudu), või substraat seotakse fermenti molekulile teatavas pingeseisundis. Punktid fermenti struktuuris, kuhu liitub substraat, võivad ruumiliselt asetseada nii, et substraadi AB osad (joonis 9) paiknevad üksteisest kaugemal, kui nad on tavaliselt vabas olekus. Seetõttu on AB vaheline side pingelolukorras ja nõrgenenud ning ühend astub kergemini reaktsiooni (näiteks hüdroolüüsiprotsessi).

Heterogeense katalüüsi seaduspärasuste kehtivus elusates kudedes toimuvates fermentatiivsetes keemilistes protsessides on põhjendatud, kuivõrd fermentid esinevad organismis vees dispergeerunud kolloidosakestena. Viimaste pinnal kulgevad intensiivselt katalüütilised protsessid.

FERMENTIDE NOMENKLATUUR JA KLASSIFIKATSIOON

Praegusel ajal tuntakse üle 800 fermenti. Rohkem kui 20% neist on saadud puhaste preparaatenäidena, paljud koguni kristalsel kujul. Tööstuslikult toodetavate fermentipreparaatide arv ulatub üle 150. Ensümolooogia kiire areng, paljude uute fermentide avastamine ja spetsiaalsete publikatsioonide rohkus põhjustasid vajaduse kehtestada ühtne fermentide nomenklatuur ja ühtsed klassifikatsiooni põhimõtted. Ajavahemikul 1957—1961 töötas Rahvusvahelise Biokeemia Liidu juures asuv Fermentide Komisjon välja fermentide klassifikatsiooni ja nomenklatuuri süsteemi, mis võeti kasutusele ka NSV Liidus.

Fermentide süstemaatilised nimetused tuletatakse sufiksi «-aas» lisamisega fermenti poolt katalüüsitava reaktsiooni nimetusele. See tuletusliide iseloomustab fermenti nimetust.

Fermente rühmitatakse sama põhimõtte järgi. Kõik tuntud fermentid jaotatakse kuude põhiklassi:

1. **Oksüdüreduktaasid**; katalüüsivad redoksprotsesse.
2. **Transferaasid**; katalüüsivad mitmesuguste keemiliste rühmade molekulidevahelisi ülekandereaktsioone.
3. **Hüdrolaasid**; katalüüsivad molekulidevaheliste sidemete hüdrolüütilist lagunemist.
4. **Lüaasid**; katalüüsivad keemiliste rühmade seostumist kaksiksidemetega ja vastupidi — samasuguste rühmade eraldumist.
5. **Isomeraasid**; katalüüsivad isomerisatsioonireaktsioone.
6. **Ligaasid** (süntetaasid); katalüüsivad kahe molekuli ühinemist ATP jt. sama tüüpi ühendite lõhustumisel vabaneva energia arvel.

Iga klass jaotatakse alaklassideks, viimased omakorda ala-alaklassideks. Fermenti asukoht süsteemis märgitakse omavahel punktidega eraldatud neljakohalise arvuga, kus esimene number tähistab klassi, teine alaklassi, kolmas ala-alaklassi ja neljas fermenti järjekorranumbrit. Sifri ette märgitakse tähed EC (Enzyme Commission, vene keeles КФ).

Kõrvuti ülaltoodud süstemaatilise nomenklatuuriga jääb kehtima ka igapäevases töös kasutatav triviaal- ehk töönomenklatuur üldiselt tuntud fermentide nimetustega (amülaas, lipaas, pepsiin, trüpsiin jt.). Uued triviaalnimetused kooskõlastatakse kehtiva nomenklatuuriga.

Tabelis 8 on toodud mõned näited fermentide klassifikatsiooni kohta.

Fermentide eelvormide (profermentide) nimetused moodustatakse prefiksi «pre-» abil. Seni kasutusel olevad üldiselt tuntud prefiksi «pro-» või sufiksi «-ogeen» abil tuletatud nimetused (promotriin, pepsinogeen) jäävad kõrvuti uutega käibele.

VITAMIINID

Vitamiinideks nimetatakse madalmolekulaarseid, loomorganismis katalüsaatori ülesandeid täitvaid orgaanilisi aineid. Loomad võivad mõningaid vitamiine ise sünteesida, sageli ei kata aga organismisene süntees ainevahetuse vajadusi täielikult. Sellepärast loetakse vitamiine loomorganismide suhtes välisfaktoreks, mida need regulaarselt vajavad toidu koostises. Normaalses olukorras vajatakse vitamiine väga väikestes kogustes ja seega ei ole neil organismis nimetamisväärtset energeetilist väärtust. Vitamiinide füsioloogilised funktsioonid realiseeruvad toitainete baasil, mille transformatsioonist nad võtavad osa regulatoorsete süsteemide koostisosadena. Vitamiinide puudumisel tekivad aine-

Näiteid fermentide nomenklatuuri ja klassifikatsiooni kohta

Siffer	Süstemaatiline nimetus	Triviaalnimetus	Katalüüsiv reaktsioon
EC 1.2.3.1	Aldehüüd: O ₂ — oksü-doreduktaas	Aldehüüd-oksüdaas	Aldehüüd + H ₂ O + O ₂ → hape + H ₂ O
EC 2.7.1.1	ATP: D-heksoos-6-fosfortransferaas	Heksokinaas	ATP + D-heksoos → ADP + D-heksoos-6-fosfaat
EC 3.1.1.2	Arüülestriite hüdrolaas	Arüülesteraaas	Fenüülatsetaat + H ₂ O → fenool + äädikhape
EC 3.2.1.1	α-1,4-glükaan-4-glükaanhüdrolaas	α-amülaas	Hüdrolüüsib α-1,4 glükosiidseid sidemeid polüsahhariidides
EC 3.4.4.1	—	Pepsiin	Hüdrolüüsib peptiide
EC 3.4.4.4	—	Trüpsiin	Hüdrolüüsib peptiide, amiide, estreid
EC 4.1.1.17	L-ornitiinkarboksülaas	Ornitiin-dekarboksülaas	L-ornitiin → putrestsiin + CO ₂
EC 5.2.1.1	Maleinaat-cistrans-isomeraas	Maleinaat-isomeraas	Maleinaat → fumaaraat
EC 6.4.1.2	Atsetüül-KoA: CO ₂ -liigaas (ADP)	Atsetüül-KoA-karboksülaas	ATP + atsetüül-KoA + CO ₂ → ADP + ortofosfaat + malonüül-KoA

vahetushäired; süvenedes kujunevad need iseloomulikeks haigusseisunditeks, mis võivad lõppeda looma surmaga. Keemiliselt koostiselt ei moodusta vitamiinid ühtset rühmitust, vaid siia kuuluvad ühendid erinevad üksteisest oma ehituse poolest. Nimetus «vitamiin» on tuletatud sõnadest *vita* (lad. k. — elu) + «amiin» (orgaaniliste ühendite rühm, NH₃ derivaadid) ja see peab rõhutama rühma kuuluvate ühendite bioloogilist tähtsust.

Teadus vitamiinidest — vitaminoloogia — on põhiliselt välja kujunenud käesoleval sajandil. Siiski esialgsed tähelepanekud, kus märgitakse vitamiinide olemasolu ja tähtsust, pärinevad möödunud sajandi viimasest neljandikust. Vitamiinid avastas Tartu ülikooli õppejõud N. I. L u n i n ja asjaomase eksperimentaalse

töö ülevaade avaldati trükis 1880. a. Sajandi viimastel aastatel (1896) konstateeris hollandi arst Ch. Eijkmann, kes töötas Jaava saarel vangla kliinikus, et inimeste seas, kes kasutavad toiduks kooritud riisi, esineb beribeerihaigust suhteliselt sagedamini kui nendel, kelle peamiseks toiduks on koorimata riis. Analoogiline oli olukord ka vangla õuel peetavate kanadega. Sellest võis järeldada, et riisi kest sisaldab mingit ainet, mis kaitseb organismi beribeerihaiguse vastu. 1912. a. isoleeris poola teadlane K. Funk nimetatud toimeaine. Ta leidis, et see sisaldab aminorühma, ja tegi ettepaneku kõiki sellelaadseid ühendeid nimetada vitamiinideks. Käesoleva sajandi neljakümne-dateks aastateks oli avastatud üle 30 vitamiini, kusjuures tähtsaid neist tunti ka keemilisest küljest ning loodi eeldused nende sünteesimiseks ja tööstuslikuks tootmiseks.

Looduses leidub vitamiine laialdaselt, mistõttu looduslik värsked toit on üldiselt vitamiinirikas. Suhteliselt rohkesti esineb vitamiine taimedes, kuid ka paljudel mikroorganismidel on ulatuslikult arenenud vitamiinide sünteesimise võime. Loomsete toiduainete vitamiinisaldus sõltub oluliselt loomade varustatusest vitamiinidega. Seetõttu on elanikkonna kõrgeväärtuslike, vitamiinirikaste loomsete toiduainetega varustamiseks tähtis garanteerida loomade normaalset vitamiinset toitumist, eriti nende vitamiinide osas, mille peamiseks allikateks on loomsed produktid.

Taimtoidualised loomad saavad neile vajalikud vitamiinid põhiliselt toiduga. Sageli ei sisalda aga taimne materjal loomale vajalikke vitamiine valmis kujul, vaid nn. provitamiinidena. Nii leidub rohelistes taimedes pigmente — karotiin, millest loomorganism võib sünteesida A-vitamiini. Vitamiinide hulk taimse päritoluga toiduainetes sõltub vegetatsiooniperioodist, väetusest, sordist, ilmastikust, koristamis- ja säilitamisviisist jt. tingimustest.

Looduslikus materjalis võivad vitamiinid esineda vabadena, kuid ka seotult mitmesugustes kompleksühendites. Väga sageli moodustavad vitamiinid komplekse valkudega ja teiste ainetega. Sellised kompleksid on tõenäoliselt vitamiinide varuvormideks. Neid iseloomustab suhteliselt suurem vastupidavus välistingimustele, võrreldes puhaste või vabalt esinevate vitamiinidega. Niisuguse kompleksina tuntakse C-vitamiini (askorbiinhappe) põhiliselt valkudega seotud ühendit askorbigeeni.

Taimtoidualistel loomadel, peamiselt mäletsejalistel, on tähtsaks vitamiinide allikaks seedetrakti mikrofloora. Mikroorganismide osavõtul sünteesitakse peamiselt B-rühma ja K-vitamiine. Seetõttu ei täheldata tavaliselt täiskasvanud taimtoidualistel loomadel nende vitamiinide puudust. C-vitamiini sünteesist seedetrakti mikrofloora tõenäoliselt osa ei võta, vaid selle moodustu-

mine toimub mitmetes piirkondades organismi sees. Välja arvatud inimene, ahv ja merisiga, võivad C-vitamiini sünteesida kõik loomorganismid. Seega neile loomadele ei ole C-vitamiin vitamiiniks, vaid sarnaneb oma tekke ja toime poolest hormoonidega. Kuid askorbiinhappe defitsiit võib tekkida ka neil loomadel, kes teda ise sünteesivad, haiguste, organismi suurema koormuse, intensiivse kasvu jne. korral.

Kõigi vajalike vitamiinide olemasolu puhul kasvab ja areneb organism normaalselt. Vitamiinide tarbe normid on suhteliselt väikesed, piirdudes tavaliselt milligrammide või mikrogrammidega päevas. Praegusel ajal tuntakse paljude vitamiinide toimemehhanismi. Näiteks on B₁-vitamiin aktiivseks rühmaks dekarboksüülimist katalüüsivates fermentides, B₂- ja PP-vitamiin on funktsionaalseteks rühmadeks koehingamis- (dehüdrogenaaside) süsteemis jne. Mõnede vitamiinide (C-vitamiin jt.) toimemehhanismi kohta puuduvad üksikasjalikud andmed. Eeldatakse, et vitamiinid mõjuvad katalüütiliselt fermentide kaudu, kusjuures nad on fermentide toimerühmadeks. Üksiku vitamiini spetsiifiline toime ainevahetuses sõltub oluliselt teiste vitamiinide olemasolust või puudumisest organismis. Nii soodustavad teineteist vastastikku C- ja B₁-vitamiin, B-rühma komponendid omavahel, C-vitamiini süntees sõltub A-vitamiinist jne. Ühe faktori puudumine nõrgendab teise toimet ja vastupidi.

Olukorda, kus loom ei saa vajalikku vitamiini toiduga ja tal seejuures puudub ka selle sünteesimise võime, nimetatakse a v i t a m i n o o s i k s. Ühe vitamiini puudumisel kujuneb välja monoavitamiinooos, mitmete vitamiinide puudumist aga nimetatakse polüavitamiinooosiks. Avitaminoosi iseloomustab tavaliselt karakterne haiguslik seisund. Näiteks D-vitamiini puudumine põhjustab rahhiidi tekkimist, C-vitamiini puudumisel areneb inimesel, samuti aga mõnel koduloomal skorbuut jne. Avitaminooside korral on kliinilised sümptoomid tavaliselt iseloomulikud, mistõttu neid pole raske diagnoosida. Keerukam on olukord juhtumil, kui vitamiini leidub toidus vähesel hulgal, mis ei kata organismi vajadusi. Niisugust organismi seisundit nimetatakse h ü p o v i t a m i n o o s i k s. Sel korral on tundemärgid vähespetsiifilised ega anna pidepunkte diagnoosimiseks. Hüpovitamiinoose esineb praktikas suhteliselt sageli. Mõnikord tekivad avitaminoosid ja hüpovitamiinooosid ka siis, kui toidus vitamiine esineb, kuid need lagunevad enne resorbeerumist, tavaliselt seedetraktis asetleidvate põletike puhul.

Avitaminooside kõrval võib loomadel esineda hüpervitamiinoose. Need tekivad juhul, kui loom saab vitamiine organismi tarvet ületavates suurtes kogustes. Tavaliselt põhjustab hüpervitamiinooosi D-vitamiini suurte annuste manustamine. Vees lahustuvate vitamiinidega harilikult hüpervitamiinooosi ei teki,

sest organism eritab liigsed vitamiinid kiiresti. Hüpervitamiinos nagu avitamiinos, põhjustades tasakaalu nihkeid ainevahetuses, kahjustab organismi.

VITAMIINIDE KLASSIFIKATSIION

Vitamiinid klassifitseeritakse kahte suuremasse rühma lahustuvuse alusel, arvestamata nende bioloogilisi omadusi ja keemilist ehitust: 1) rasvas lahustuvateks ja 2) vees lahustuvateks. Üksikuid vitamiine tähistatakse ladina alfabeedi tähtedega A, B, C jne., kusjuures tähtedega paralleelselt kasutatakse veel nime-tusi, mis iseloomustavad antud vitamiini keemilist koostist või füsioloogilist toimet.

1. Rasvas lahustuvate vitamiinide hulka kuuluvad järgmised:

- A-vitamiin — retinool, akserofool, kseroftalmiavastane vitamiin;
- D- „ — kaltsiferool, rahhiidivastane vitamiin;
- E- „ — tokoferool, sigimisvitamiin;
- K- „ — füllokinoon, koagulatsioonivitamiin.

Looduses leidub kõikide eeltoodud rühma kuuluvate vitamiinidega keemiliselt ja bioloogiliselt toimelt sarnaseid ühendeid. Seetõttu on sisuliselt õigem jaotada rasvas lahustuvad vitamiinid A-, D-, E- ja K-vitamiinide rühmadeks, millist põhimõtet alljärgnevas on rakendatud.

2. Vees lahustuvateks vitamiinideks on järgmised:

- B₁-vitamiin — tiamiin, aneuriin;
- B₂- „ — riboflaviin;
- B₆- „ — püridoksiin, adermiin;
- PP- „ — nikotiinhape, nikotiinamiid, pellagravastane vitamiin;
- H- „ — biotiin;
- G- „ — pantoteenhape, dermatiividivastane vitamiin;
- paraaminobensoehape;
- foolhape;
- inosiit;
- B₁₂-vitamiin — tsüaankobalamiin, aneemiavastane vitamiin.
- B₁₅ „ — pangaamhape

Kõik eelmärgitud vees lahustuvad vitamiinid loetakse B-kompleksi ehk B-rühma hulka. Peale mainitute kuuluvad vees lahustuvate vitamiinide rühma veel:

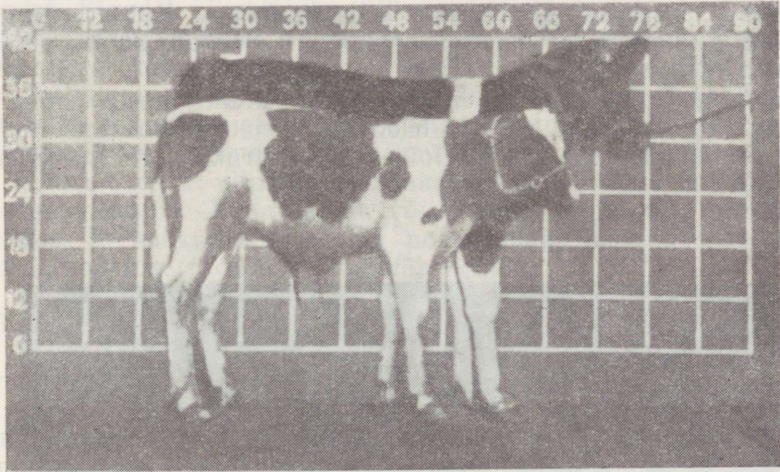
- C-vitamiin — L-askorbiinhape, skorbuudivastane vitamiin;
- P- „ — tsitriin, permeaablusvitamiin.

Eeltoodud klassifikatsioonis pole märgitud kõiki praegusel ajal tuntud vitamiine, vaid on piiratud tuntumatega ja peamiselt nendega, mis omavad suuremat tähtsust inimese ja põllumajandusloomade toitumisel.

RASVAS LAHUSTUVAD VITAMIINID

1. A-vitamiinide rühm

Rühma kuuluvad A₁-, A₂- ja A₃-vitamiin. Keemilise koostise ja bioloogilise toime alusel kasutatakse mainitud vitamiinide iseloomustamisel nimetusi «akserofool», «kseroftalmiavastane vitamiin», «retinool», «infektsioonivastane vitamiin» jt.



Joonis 10. A-vitamiini toime kasvusse. Suuremat kaksikvasikatest toideti A-vitamiinirikka, väiksemat A-vitamiinivaese toiduga

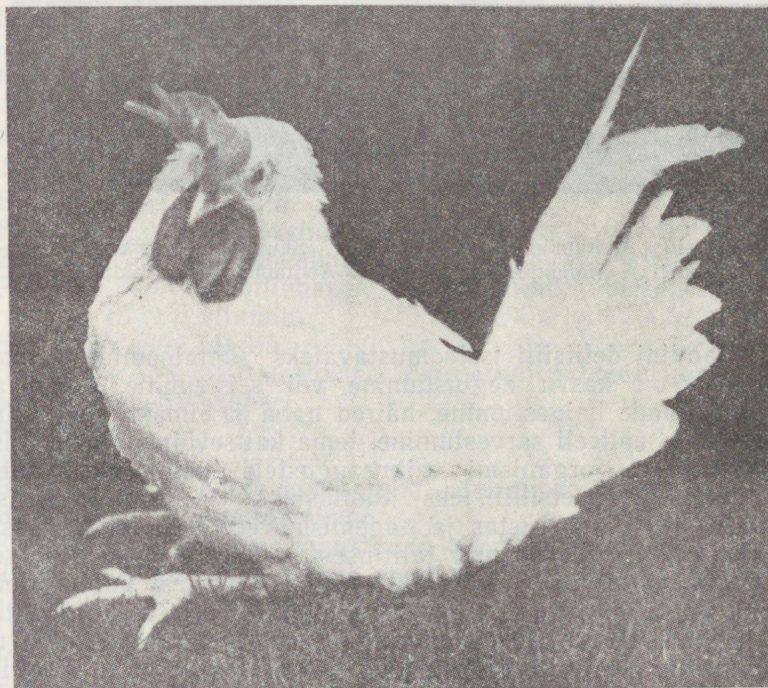
A-vitamiini defitsiiti iseloomustavateks sümptomideks loomorganismis on kasvu aeglustumine või seiskumine, kehakaalu langus, silmade haigestumine, häired naha ja limaskestade ainevahetuses — epiteeli sarvestumine, tema kaitsevõime vähenemine, mis avab tee organismi mitmesugustele haigusetkitajatele. A-avitaminoosi spetsiifilisteks tunnusteks on morfoloogilised muutused silma sarvkestas ja nägemishäired. Need on põhjustatud pisarnäärmete häirunud talitlusest, mistõttu eritatava sekreedi hulk väheneb. Selle tagajärjel silma sarvkest kuivab, tekib seisund, mida nimetatakse kseroftalmiaks. Kirjeldatud muutustega kaasneb silma nägemisvõime kahanemine, areneb välja nn. kanapimedus — loom kaotab võime näha hämarikus ja pimedas. Süvenenud avitaminoosi staadiumis algab silmas lagunemisprotsess, mille tagajärjel loom võib kaotada nägemise täielikult. Seoses sellega, et A-avitaminoosi puhul tekivad just silmas iseloomulikud ja kergesti täheldatavad muutused, nimetatakse A-vita-

miini kseroftalmiavastaseks vitamiiniks, lühendatult akseroftooliks.

Eelloetletud tunnustega samaaegselt täheldatakse degeneratiivseid muutusi ka närvisüsteemis, samuti sugunäärmete epiteelis; veres muutub rakuliste elementide sisaldus.

A-vitamiini seos nägemisega on seletatav asjaoluga, et nägemispurpuri — rodopsiini sünteesil kasutab organism A-vitamiini ühe lähteainena. Nägemispurpur on ühend, mis koosneb kahest komponendist — spetsiifilisest valgust (opsiinist) ja A-vitamiini derivaadist. Valguse mõjul laguneb rodopsiin oma ehituskomponentideks, pimedas aga toimub selle resünteerimine. Kui organismis puudub A-vitamiin, seiskub või aeglustub rodopsiini süntees, mille tagajärjeks ongi nägemishäired.

Põllumajandusloomade eri liikidel ei arene võrdsel määral välja A-avitaminoosi puhul tekkivad iseloomulikud muutused silma funktsioonides ja morfoloogilises struktuuris. Suhteliselt



Joonis 11. A-avitaminoos kodulindudel avaldub mõnikord jäsemete nõrkuses.

tundlikumad retinoolipuuduse vastu on veised ja sead, eriti noorloomad, kuid ka teised loomaliigid — hobused, lambad, koerad ja küülikud — vajavad toidus A-vitamiini.

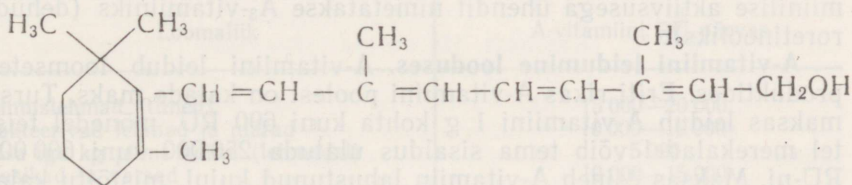
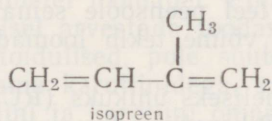
Eelkirjeldatud karaktersete A-avitamiinooosi tunnuste kõrval täheldatakse põllumajandusloomadel A-vitamiini puudumise või vähesuse korral toidus rohkesti mittespetsiifilisi nähte. Nii tekib veistel nahapõletik, esineb muutusi karvkattes toodang langeb, suureneb ahtrate loomade hulk karjas. Oluline on A-vitamiin sugupullidel. Selle puudumisel halveneb märgatavalt sperma kvaliteet, mis omakorda negatiivselt mõjustab emasloomade tiinestumist. Sigadel täheldatakse liikumishäireid ja turseid liigestes. Noortes pesakondades esineb suur pörsaste suremus. Pörsastel kujunevad kõige reljeefsemalt välja ka iseloomulikud avitaminoosi tunnused silmades (kseroftalmia, kanapimedus). Hobustel on A-vitamiin sigimist soodustav faktor; tema puudumisel väheneb märade tiinestumine, noorloomade kasv aeglustub.

Üldiselt on A-vitamiin loomakasvatuses esmajärgulise tähtsusega vitamiin. Tema täielik või osaline puudumine põhjustab vaegus- ja nakkushaigusi ning noorloomade suremust ja seega loomakasvatuse produktiivsuse vähenemist.

A-vitamiini keemiline ehitus. A-vitamiini struktuuriliseks aluseks on kahest isopreeni jäägist moodustuv β -jonoonring.

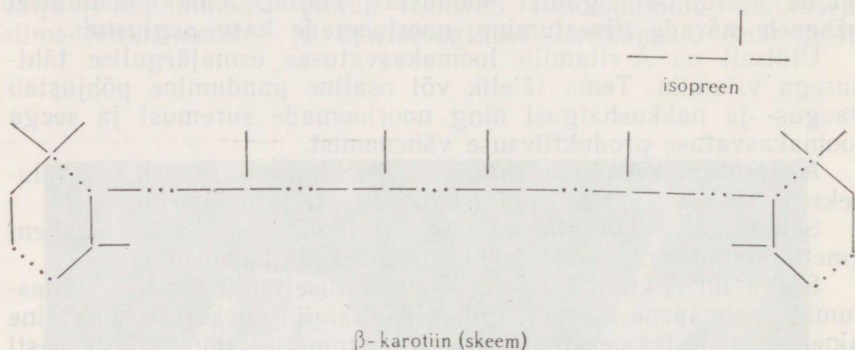
Sellele liitub kõrvalahel, mis sisaldab veel kaks isopreeni (metüülbutadieni) jääki ja ühe primaarse alkoholrühma.

Seega on A-vitamiin keemiliselt ehituselt alitsükliiline küllastumata primaarne alkohol. Puhas A-vitamiin on kollane kristalne aine, tavalisel temperatuuril vees lahustumatu, lahustub aga hästi rasvasolventides.



A₁-vitamiin (retinool)

A-vitamiini struktuuri avastamise ja uurimise seisukohalt on suur tähtsus andmetel, mis saadi taimsete värvainete — karotiinide kohta, peamiselt P. K a r r e r i tööde põhjal. 1930. a. määrati kindlaks karotiinide struktuur. Leiti, et see koosneb kahest jonoonringist, mis on ühendatud isopreeni jääkidest koosneva ahelaga. β -karotiin osutus looduses kõige enam levinuks; karotiini teised isomeerid — α - ja γ -karotiin — lähevad temast lahku erinevuste tõttu tsüklilises osas — β -jonoonringis. Bioloogiliselt kõige aktiivsemaks osutus β -karotiin, ületades oma teisi isomeere kahekordselt. 1931. a. selgus, et A-vitamiin tekib karotiinidest oksüdatiivsel lagunemisel. Karotiin, nagu nähtub alltoodud skeemist, koosneb kaheksast isopreeni jäägist; β -karotiinis on kaks otsmist isopreeniahelat ühinenud tsüklohekseenringideks.



Loomorganismis moodustub A-vitamiin toidus leiduvatest karotiinidest fermentatiivsel teel peensoole seinas, maksas ja veres. A-vitamiini sünteesimise võime tekib loomadel ja lindudel juba esimestel elupäevadel.

A-vitamiini rahvusvaheliseks ühikuks (RÜ) on võetud 0,38 μg A₁-vitamiini või 0,68 μg β -karotiini. 1 g puhast A₁-vitamiini sisaldab umbes 3340 000 RÜ. A₁-vitamiini leidub rohkesti loomade, eriti kalade (tursa, lesta, meriahvena jt.) maksas. Mageveekalade maksast isoleeritud A-vitamiin osutus vähem aktiivseks; sellele anti nimetuseks «A₂-vitamiin». Vaala maksast pärinevat A-vitamiinilise aktiivsusega ühendit nimetatakse A₃-vitamiiniks (dehüdroretinooliks).

A-vitamiini leidumine looduses. A-vitamiini leidub loomsetes produktides. Eriti rikas A-vitamiini poolest on kalade maks. Tursa maksas leidub A-vitamiini 1 g kohta kuni 600 RÜ, mõnedel teistel merekaladel võib tema sisaldus ulatuda 250 000 kuni 600 000 RÜ-ni. Maksas esineb A-vitamiin lahustunud kujul, mistõttu kalamaksaõli on üks tähtsamaid A-vitamiini allikaid. Toiduainetest on A-vitamiini poolest rikas piim ja piimasaadused. A-vitamiini

sisaldus neis sõltub oluliselt aastaajast. Nii on suvises võis A-vitamiini ühes grammis 200 RÜ ümber, talvel aga mitte üle 30 RÜ. Umbes samasuguseid erinevusi täheldatakse mõnedes teistes loomsetes toiduainetes, näiteks munades.

A-vitamiin võib loomsetes kudedes esineda ka seotud kujul, kompleksühendite valkudega. Mõningad nendest kompleksidest lagunevad kergesti, teised on stabiilsemad.

Taimedes A-vitamiini vabade vormidena tõenäoliselt ei esine, kuid siin leidub oranžkollaseid pigmente (karotiinid, krüptoksantiinid), mis võivad loomorganismis muutuda A-vitamiiniks. See tõttu nimetatakse karotiine A-vitamiini provitamiinideks.

Rohkesti sisaldavad karotiini taimede (ristik, lutsern jt.) rohelised osad. Samuti leidub karotiine juurviljades — porgandis, kaalikas ja peedis. Vähe on karotiine teraviljades. Karotiinisaldus taimedes on kõrgem kasvuperioodil, kuni õitsemiseni; taime vananemisega kaasneb karotiinisalduse langus. Heinas langeb karotiinisaldus kuivatamisel 2—3-kordselt, võrreldes sisaldusega värskes rohus. Paremini säilib karotiin taimede sileerimisel. Hea silo sisaldab 30—40 mg% karotiini. Enamikku karotiine on võimalik säilitada heina kunstliku kuivatamisega. Kaua maas seisnud hein võib kaotada kuni 80% oma karotiinisaldusest. Kuivatamisel korduvalt vihma saanud heinas lagunevad karotiinid tavaliselt täielikult.

A-vitamiini tarve. Põllumajandusloomad vajavad minimaalselt keskmiselt 20 RÜ A-vitamiini 1 kg eluskaalu kohta ööpäevas. Lindudel on A-vitamiini tarve suurem. Täiskasvanud kana vajab päevas umbes 2000 RÜ ja hani keskmiselt 3000 RÜ A-vitamiini. Inimesele arvestatakse 1—2,5 mg A-vitamiini päevas.

A-vitamiini vajadus kasvab haiguste korral, samuti on see suurem noortel ja tiinetel loomadel. Piimalehmadel tuleb A-vitamiini tarve määramisel arvestada toodangu suurust. Mõned loomad, põhiliselt lihatoidulised, pole suutelised organismi A-vitamiini tarvet rahuldama karotiinidega, vaid vajavad A-vitamiini. Olulist osa A-vitamiini ja karotiini omastamisel etendavad sapp-

Tabel 9

Põllumajandusloomade A-vitamiini tarve

Loomaliik	A-vitamiini RÜ päevas
Kinnislehmad (tiined)	15 000—20 000
Lakteerivad lehmad ja määrad	10 000—15 000
Lisa iga kg piima kohta (lehmadel)	5 000
Vasikad ja varsad	10 000—15 000
Emised	10 000—15 000
Põrsad	12 000—15 000

happed ja fosforhape. Nende puudumisel seedetraktis võib rasvade resorptsiooni häirete tõttu tekkida A-avitamiinosaar ka juhul, kui toit sisaldab A-vitamiini või karotiini vajalikul hulgal.

Viimastel aastatel on NSV Liidus põllumajandusloomadele soovitatud tabelis 9 toodud orienteerivaid A-vitamiini norme (100 kg eluskaalu kohta).

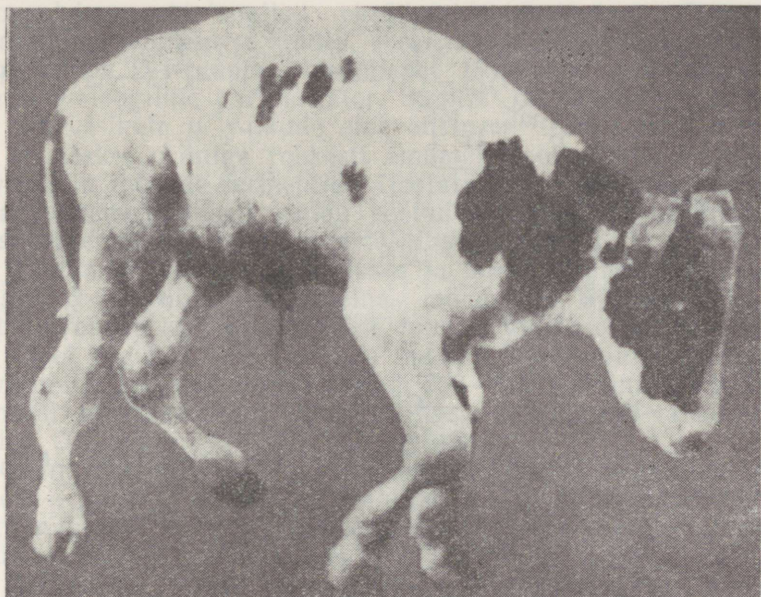
2. D-vitamiinide rühm

Rühma kuuluvad vitamiinid D₂, D₃, D₄, D₅ ja D₆. Loetletud vitamiinid on struktuurilt üksteisele lähedased, erinevad aga bioloogilistelt omadustelt. Toime järgi nimetatakse D-vitamiini rahhiidivastaseks vitamiiniks ehk kaltsiferooliks.

D-vitamiini puudumisel tekib noorloomadel rahhiit. Seda esineb sageli vasikatel, põrsastel, varssadel ja kanatibudel. Rahhiidi põhjusena tuleb arvesse mitte üksnes D-vitamiini puudumine või vähesus, vaid ka vähene või ebaõige mineraalainete sisaldus toidus. Oluline on peamiselt kaltsiumi ja fosfori hulk ja nende omavaheline suhe. Kaltsiumi ja fosfori hulgalise suhte korral 2:1 või 1:1 on D-vitamiini tarve minimaalne. Kui noorloomade toidus kaltsiumi hulka tõsta, tõuseb D-vitamiini vajadus. Samasugune on lugu ka juhtumil, kui suurendada fosfori hulka kaltsiumi suhtes.

D-vitamiini avastamine on seotud töödega A-vitamiini uurimise alal. Pandi tähele, et kalamaksaõli söötmine loomadele ei väldi üksnes kseroftalmia, vaid ka rahhiidi teket. Seetõttu omistati A-vitamiinile ühtlasi rahhiidivastane toime. Hiljem selgus, et kalamaksaõli kuumutamisel kaob selle kseroftalmiavastane, kuid säilib rahhiidivastane aktiivsus. Sellest võis järeldada kalamaksaõlis mitte ühe, vaid kahe vitamiini olemasolu. Tähtsat osa D-vitamiini avastamisel etendasid tähelepanekud ultraviolettkiirte rahhiidivastase mõju kohta. Samuti pandi tähele, et taimsete õlide jt. toiduainete kiiritamisel ultraviolettkiirtega (lainepikkus 280—310 nanomeetrit) omandavad need ained selgesti avalduva rahhiidivastase toime.

Rahhiit on haigus, mis haarab organismi tervikuna, eriti avaldub ta mineraalainete, peamiselt kaltsiumi- ja fosfori-ainevahetuse häiretes. Rahhiidi puhul pidurdub fosforhappe soolade resorptsioon seedetraktist verre ning väheneb vere kaltsiumi- ja fosforisisaldus. Veres leidub tervel loomal keskmiselt 5 mg% fosforit ja 10 mg% kaltsiumi. Peamise D-vitamiini vaeguse sümptomina täheldatakse häireid mineraalainete ladestumisel luudes. Rahhiidi puhul langeb vere kaltsiumisisaldus 7—8 mg%-ni ja fosforisisaldus 2 mg%-ni. Luud sisaldavad normaalselt 66% kaltsiumfosfaati, rahhiidihagel aga ainult 17—20% luu kuiv-

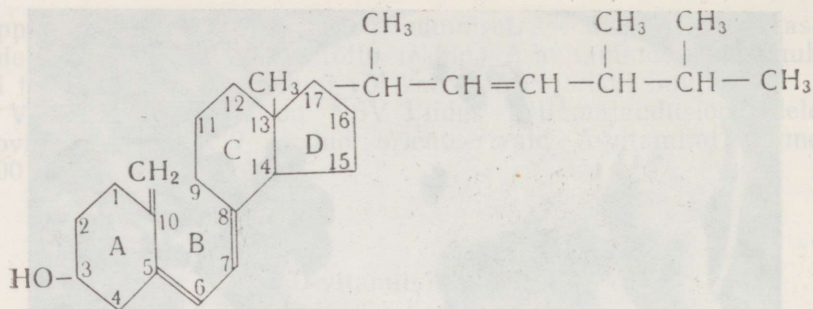


Joonis 12. Rahhiidihaike vasikas.

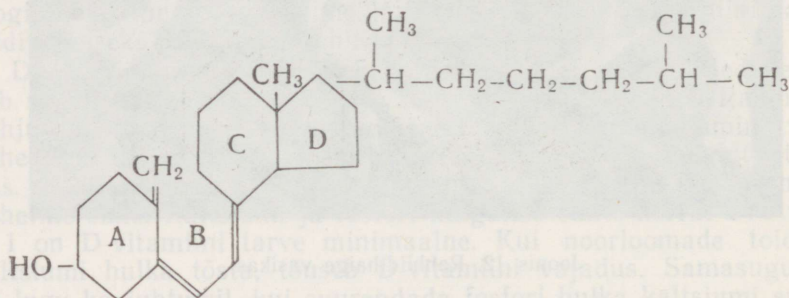
ainest. Rahhiidihaike looma luud muutuvad painduvaks, pehmeks, noaga lõigatavaks. Muutused skeletis erinevad loomaliigiti. Vasikatel on iseloomulikeks rahhiidi sümptomideks tursed liigestes ja lülisamba deformatsioonid. Põrsastel tekib karakterne rahhiitiline jalgade asend, liikumine on raske, raskematel juhtudel loomad lamavad. Roideotstel tekivad iseloomulikud luulised vohandid. Lindudel domineerivad rahhiidi puhul deformatsioonid rindkere luulises osas (rinnakus). Täiskasvanud loomadel D-avitamiinooosi korral tekkivat sümptomide kompleksi nimetatakse osteomalaatsiaks (luupehmmuseks). Haigestunud loomad kõhnuvad, nende luud vaesuvad kaltsiumi poolest, muutuvad pehmeks, kergesti murduvaks (osteoporoos). Haigus esineb sagedamini kevadtalvel, eriti tiinetel loomadel.

D-vitamiini keemiline ehitus. D-vitamiinid sisaldavad struktuurilise alusena steraanskeletti. Tuntumad on ergosteriinist ultravioletsete kiirtega kiiritamisel saadud D₂-vitamiin ja 7-dehüdrokolesteriinist samal teel moodustuv D₃-vitamiin.

Struktuurilised muutused steriinide üleminekul D-vitamiinideks on suhteliselt väikesed — tsükli katkeb side 9. ja 10. C vahel ning 10. C juures paikneva CH₃-rühma asemele tekib =CH₂-rühm.



D₂-vitamiin



D₃-vitamiin

D₂- ja D₃-vitamiini rahhiidivastane aktiivsus ei ole täiesti võrdne. Kanatibudel näiteks ületab D₃-vitamiini rahhiidivastane toime D₂-vitamiini oma mitmekordselt. Teistel loomaliikidel pole olulisi erinevusi märgata.

D₃-vitamiin on loomsetes kudedes moodustuv rahhiidivastane faktor. Selle provitamiin — 7-dehüdrokolesteriin — kuulub loomade ja inimese naha lipoidide hulka. Seepärast paraneb noorloomadel rahhiit, kui neil on võimalik viibida päikesevalguses, samuti loomade kiiritamisel kvartslambiga.

D₂- ja D₃-vitamiin on kristalsed rasvas ja rasvasolventides lahustuvad ained. Vees lahustuvad nad vähe. D-rühma vitamiinide vähem tuntud faktorid on D₄-, D₅- ja D₆-vitamiin. D₄-vitamiin saadakse 7-dehüdroergosteriini kiiritamisel. Toimelt on ta D₃-vitamiiniga võrreldes nõrgem. D₅-vitamiin on 7-dehüdrosiitosteriini derivaat; tema aktiivsus on eeskirjeldatud preparaasidega võrreldes madalam. Preparaat, mida tuntakse D₆-vitamiini nimetuse all, on suhteliselt madala bioloogilise aktiivsusega ega paku seetõttu praktilist huvi.

D-vitamiini toime organismis ei piirdu ainult kaltsiumi- ja fosfori-ainevahetuse regulatsioonist osavõtuga. Ta mõjustab oma

juuresolekuga bioloogilisi oksüdatsiooniprotsesse, võttes osa sidrunhappe sünteesist luudes, veres, neerudes, südames jm. Tõenäoliselt on D-vitamiin sidrunhapet lõhustava spetsiifilise fermenti bioloogiline paralüsaator. Samuti on tuntud D-vitamiini osa süsivesikute ja valkude ainevahetuses; tema puudumise korral eritatakse uriiniga rohkesti aminohappeid. Otseselt mõjustab D-vitamiin mõnede fermentide (fosfataaside) aktiivsust ning on oma toimemehhanismi kaudu seotud kilpnäärme-, paratüreoidea ja suprarenaalnäärmete koore talitlusega.

D-vitamiini leidumine looduses ja tarve. Taimne toit on suhteliselt D-vitamiini-vaene. Heinas moodustub D-vitamiin peamiselt kuivamise ajal päikesekiirte toimel. Vihmasel ja päikesevaesel suvel kogutud hein on väga madala D-vitamiini sisaldusega. D-vitamiini sisaldus heinas kõigub 250—420 RÜ ümber kg kohta; taimsed kontsentratsioonid on praktiliselt D-vitamiini-vabad. Silos leidub D-vitamiini 20—200 RÜ kg kohta.

Peamisteks D-vitamiini allikateks on loomse päritoluga toiduained — piim ja munarebu. Rohkesti leidub D-vitamiini maksas, eriti maksast (kala) ekstraheeritud õlis, mida laialdaselt rakendatakse rahhiidi profülaktikas ja ravis.

D-vitamiini tarvet arvestatakse rahvusvahelistes ühikutes. Üks RÜ võrdub 0,025 µg D₂-vitamiiniga.

Põllumajandusloomad — veised, sead ja noorloomad — vajavad keskmiselt 1000 RÜ D-vitamiini 100 kg eluskaalu kohta päevas. Kodulindudele arvestatakse: kanale 4000 RÜ ja kalkunile 10 000 RÜ päevas. Inimese päevane D-vitamiini doos on 1000 RÜ.

3. E-vitamiinide rühm

E-vitamiin ehk sigimisvitamiin avastati 1922. a. katsetes rottidega. Tema puudumise korral toidus kaotasid muidu normaalselt arenevad loomad paljunemisvõime. Eksperimentaalse E-avitamiinosaosi puhul erinevad vaeguse sümptoomid isas- ja emasloomadel. Isasloomadel atrofeerub germinatiivne (sugurakkude) epiteel, järk-järgult väheneb spermiogenees. Spermatoosidid degenerereeruvad, nende liikuvus väheneb, millega seoses väheneb sperma viljastusvõime. Kõrvuti eelkirjeldatud nähtudega katkeb isassuguhormoonide moodustumine, kustub suguintinkt ja taandarenevad sekundaarsed sugutunnused.

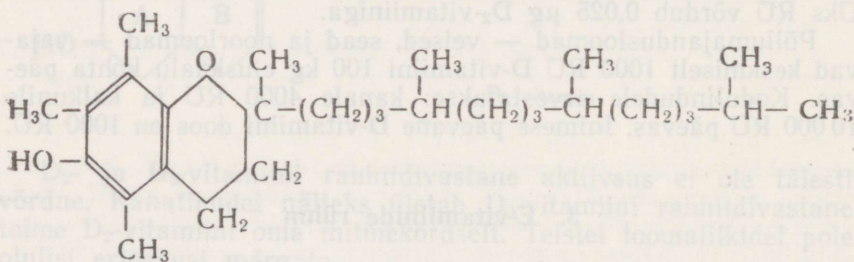
Emasloomadel E-avitamiinosaosi puhul morfoloogilisi muutusi genitaalorganites ei täheldata. Viljastumine toimub normaalselt, samuti loote esialgne arenemine. Tiinuse hilisemas staadiumis loode hakkab hukkuma, resorbeerub ja tiinus katkeb.

Loomade steriilsus — sümptoomide kompleks mida peetakse iseloomulikuks E-avitamiinosaosile, pole siiski mainitud avitaminoosi esmane tunnus, vaid rea organismis toimunud muutuste resultaat,

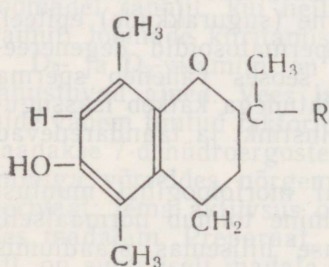
mille kutsutakse esile E-vitamiini puudumine toidus. Esmaste E-avita-
 minoosi sümptomide hulka tuleb lugeda düstroofilisi muutusi
 südame- ja skeletilihastes. Küülikutel ilmnevad need juba mõne-
 nädalasel pidamisel E-vitamiini-vaibal toidul. Süvenenud E-avita-
 minoosi puhul kaob lihastele iseloomulik võõrtas struktuur ja
 lihases suureneb sidekoe hulk. Loomade liikuvus väheneb ja ilmu-
 vad paralüüsi nähud. Muutub ka lihaste ainevahetus: väheneb
 glükogeenisaldus, suureneb lipiidide hulk. Samuti muutub
 lihaste valguline koostis: väheneb kontraktiilse valgu — müo-
 siini — sisaldus, samuti väheneb kreatiini hulk lihases.

Põllumajandusloomadel on E-vitamiin sigimisvitamiinina
 teisejärgulise tähtsusega. Avitamiinooosi ja hüpvitamiinooosi puhul
 prevaleerivad üldised, mittespetsiifilised sümptomid: lindudel
 munatoodangu langus ja haudumise resultaate halvenemine.
 Loomadel väheneb lihaste mass ning esineb degeneratiivseid
 muutusi lihastes ja siseorganites (maksas).

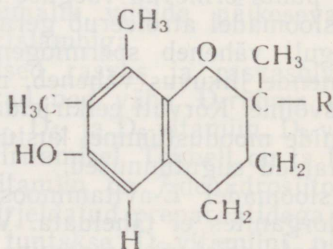
E-vitamiini keemiline ehitus. E-vitamiin isoleeriti 1936. a.
 teraviljaidude õlist ja ta nimetati tokoferooliks (kr. k. *tocos* —
 järelpõlv, lad. k. *fero* — kannan). Teraviljaidudest isoleeritud
 tokoferool on õlijas vedelik. Toiduainetes leidub ehituselt ükstei-



α-tokoferool



β-tokoferool



γ-tokoferool

sele lähedasi vitamiinilise aktiivsusega α -, β - ja γ -tokoferooli. Struktuurilised erinevused esinevad tsüklilises osas, peamiselt liituvate metüülrühmade paigutuses ja hulgas (vt. lk. 88).

R-külghel — fütool — on ühine kõigile tokoferoolidele.

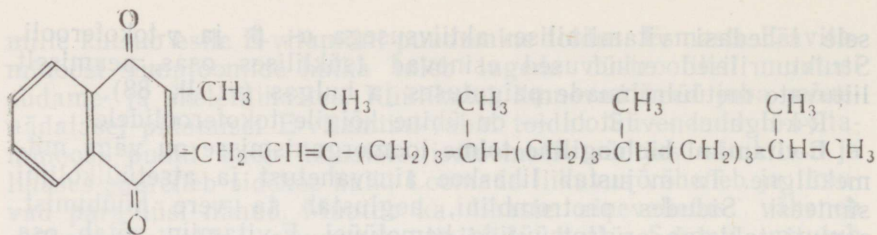
E-vitamiini bioloogiline toime loomorganismisse on väga mitmekülgne. Ta mõjub lihaskoe ainevahetust ja atsetüülkoliini sünteesi. Sidudes protrombiini, aeglustab ta vere hüübimist, samuti takistab erütrotsüütide hemolüüsi. E-vitamiin võtab osa oksüdatsiooniprotsesside regulatsioonist, normaliseerides hapniku tarbimist kudedes. Samuti on E-vitamiin seotud mineraalainevahetusega — E-avitaminoosetel loomadel suureneb anorgaanilise fosfori hulk südamelihases. Soodsat mõju avaldab E-vitamiin glükogeeni ja A-vitamiini deponeerumisele maksas.

Esinemine looduses ja tarve. Tokoferoole esineb laialdaselt nii loomses kui ka taimses materjalis — lihas, munades, piimas, võis, juurviljades, hernestes, ubades ja teraviljades, eriti idanevas teraviljas.

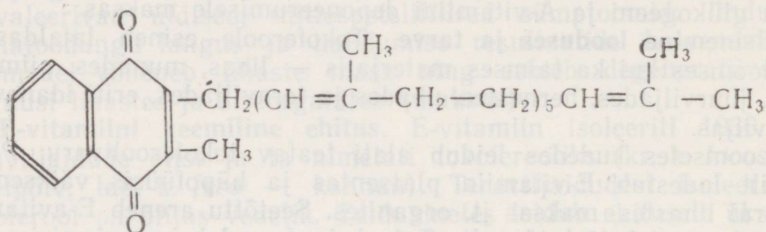
Loomsetes kudedes leidub alati teatav tokoferoolivaru. Peamiselt ladestub E-vitamiin platsentas ja hüpofüüsis, väiksemal määral lihastes, maksas jt. organites. Seetõttu areneb E-avitaminoos loomadel järk-järgult. Talvel ja kevadel organismisisesed varud vähenevad, mistõttu neil aastaagadel tekivad E-hüpo- ja avitaminoosid loomadel sagedamini. Meie tingimustes võib E-hüpovitaminoosi esineda hane-, pardi- ja kanatibudel ning põrsastel ja talledel nn. valgeliha tõve näol. Täiskasvanud põllumajandusloomadel pole E-vitamiini defitsiiti täheldatud. Tarbenorme põllumajandusloomadel pole kindlaks määratud. Inimese keskmiseks tarbeks arvestatakse 30—100 mg looduslike tokoferoolide segu ööpäevas. Sageli väljendatakse E-vitamiini tarvet rahvusvahelistes ühikutes. 1 RÜ E-vitamiini võrdub 1 mg D,L- α -tokoferoolatsetaadiga.

4. K-vitamiinide rühm, koagulatsioonifaktorid

Koagulatsioonivitamiini olemasolu looduslikus toidus avastati 1929. a. katsetes kanatibudega. K-vitamiini puudumisel toidus ja tema resorptsiooni häirete korral seedetraktist, näiteks kollatõve puhul, tekib K-avitaminoos. See avaldub protrombiini ja prokonvertiini hulga vähenemises veres. Protrombiin on üks tähtsamaid komponente fermendisüsteemis, mis kutsub esile vere hüübimise. Tema vähesuse korral aeglustub trombi moodustumine. Selle tagajärjel tekivad verevalumid nahaaluses sidekoes, lihastes jm. Kui K-avitaminoosi all kannatavatele loomadele manustada K-vitamiini, tõuseb neil veres protrombiinisaldus normaalsele tasemele ja kaovad avitaminoosi nähud.



K₁-vitamiin (α-füllokinoon)



K₂-vitamiin (farnokinoon)

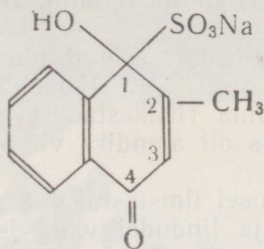
K-vitamiini keemiline ehitus. K-vitamiin isoleeriti 1939. a. lutsernist ja samal aastal selgitati ka tema keemiline ehitus. K-vitamiini molekul koosneb tsüklilisest osast — 2-metüül-1,4-naftokinoosist — ja sellele liituvast fütüülradikaalist. Roiskuvus kalajahus moodustub mikroorganismide toimel eelmainitud toimelt lähedane aine, mis erineb temast aga keemilise struktuuri poolest. Lutsernist isoleeritud vitamiin nimetati K₁-vitamiiniks, analoogiline faktor kalajahust aga K₂-vitamiiniks. Struktuurilised erinevused nende kahe vitamiini vahel seisnevad erinevustes alifaatse ahela osas.

Mõlemad on vees lahustumatud, lahustuvad aga orgaanilistes solventides. K₁-vitamiin kannatab õhu juuresolekul kuumutamist kuni 120°-ni. Ultraviolettkiirte toimel ja leelises keskkonnas lagunevad mõlemad vitamiinid kergesti.

K-vitamiini preparaatidest on praktilise tähtsusega A. V. P a l l a d i n i ja M. M. Š e m j a k i n i poolt sünteesitud, vees lahustuv bisulfiiti derivaat, mida tuntakse vikasooli nimetuse all.

K-vitamiini leidub looduses laialdaselt. Rohkesti esineb teda rohelistes taimses materjalis: nõgestes, kapsas, spinatis jm.

Põllumajandusloomad sünteesivad K-vitamiini ise seedetrakti,



vikasool

mäletsejalised peamiselt eesmagude mikrofloora kaasabil. See tõttu ei esine täiskasvanud loomadel tavaliselt K-vitamiini puudust. Defitsiit võib tekkida noorloomadel, kelle seedetrakti mikrofloora on suhteliselt vähe arenenud. K-vitamiini puudust võib esineda ka juhtumil, kui loomadele sulfoonamiidpreparaate manustades häiritakse seedetrakti mikrofloora normaalset arengumist.

K-hüpvitamiin esineb kõige sagedamini lindudel — kanadel, hanedel ja partidel, eriti noorlindudel. K-vitamiini puudumise korral toidus tekib neil hemorraagiline diatees: verevalumid naha all, lihastes, kehaõõnetes. Need on põhjustatud vere aeglasest hüübimisest, mis omakorda tuleneb protrombiini vähesusest veres.

Samuti väheneb veres teise koagulatsiooni põhjustava faktori — trombotropiini hulk. Tõenäoliselt võtab K-vitamiin osa nii protrombiini kui ka trombotropiini (prokonvertiini) sünteesist. K-vitamiini vaegus, nn. endogeenne K-avitamiinosa, võib organismis tekkida ka juhtumil, kui on häiritud rasvade resorptsioon, näiteks kollatõve korral. Tarbenorme põllumajandusloomadele pole välja töötatud.

VEES LAHUSTUVAD VITAMIINID

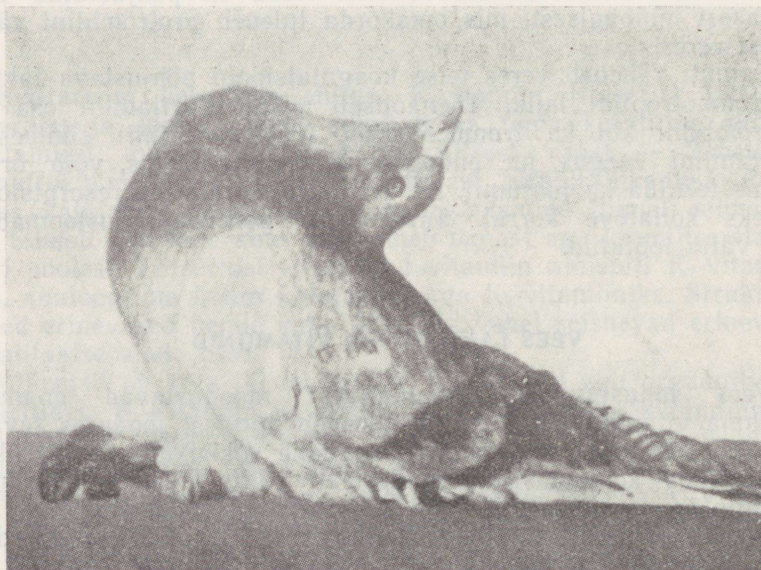
Vees lahustuvatest vitamiinidest moodustavad enamiku B-rühma vitamiinid. See rühm koosneb mitmest looduses tavaliselt koos esinevast vitamiinist. Sagedane kokkukuuluvus ja üksikute rühma komponentide toimeefekti sõltuvus teiste B-rühma vitamiinide manulusest on ka klassifikatsiooni aluseks.

B-rühma vitamiinidest on tähtsamad B₁, B₂, B₆, B₁₂, nikotiinhape, foolhape, pantoteenhape, p-aminobensoehape, inosiit ja koliin. Kokku on rühmas üle 20 mitmesuguse vitamiini. B-rühma toimeainete kõrval kuuluvad vees lahustuvate vitamiinide hulka veel C- ja P-vitamiin.

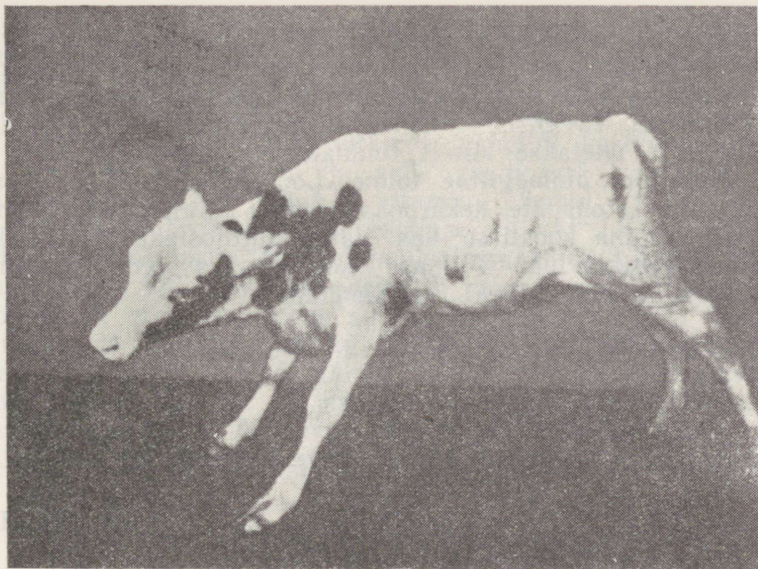
1. B₁-vitamiin, tiamiin, aneuriin

B₁-vitamiiniga on tihedalt seotud üldtuntud etapp vitamiinoloogia arengus. Ta isoleeriti K. Funki poolt 1911. a. suhteliselt puhta preparaadina riisikestadest. Aminorühma leidumine B₁-vitamiini struktuuris oli ajendiks vitamiinidele nimetuse andmisel.

B₁-vitamiini puudumisel ilmsikstulevad sümptoomid on inimestel, samuti loomadel ja lindudel väga iseloomulikud. Inimestel areneb beribeeri; analoogilist haigust loomadel ja lindudel nimetatakse polüneuriidiks. Nii beribeeri kui ka polüneuriiti on organismi tervikuna haaravad haigused, mis avalduvad ainevahetuse, närvikoe, skeleti lihaskoe ja endokriinnäärmete funktsiooni häiretes. Reljeefselt arenevad välja muutused närvisüsteemi talitluses: naha tundetus, toonilised krampid, opistotoonus (iseloomulik pea hoiak lindudel, kuklakangestus); lõpuks võib tekkida paralüüs. Lahangul täheldatakse närvi- ja lihaskoe degeneratiivseid muutusi. Iseloomulikud B₁-avitamiinosaadusele on ka südameatalitluse häired, millega kaasnevad muutused vee-ainevahetuses. Tekivad tursed ja kehaõõntesse koguneb vedelikku. Kõrvuti eelkirjelatud muutustega on häiritud ka seedeorganite talitus, väheneb seedenõrede sekretsioon ja nõrgeneb peristaltika.



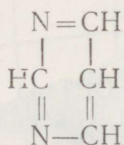
Joonis 13. Iseloomulik kehahoiak B₁-avitamiinosaadusele tuvil (opisthosis).



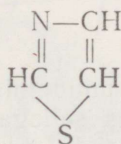
Joonis 14. B₁-avitamiinosid vasikal.

Põllumajandusloomadest võib B₁-vitamiini puudus tekkida sigadel ja hobustel. Mäletsejalistel ei esine tavaliselt B₁-vitamiini defitsiiti, sest teda sünteesib neil vajalikus koguses seedetrakti mikroflora. Vasikatel on aga hüpo- ja avitaminoosid võimalikud. Rohkesti vajavad B₁-vitamiini kodulinnud.

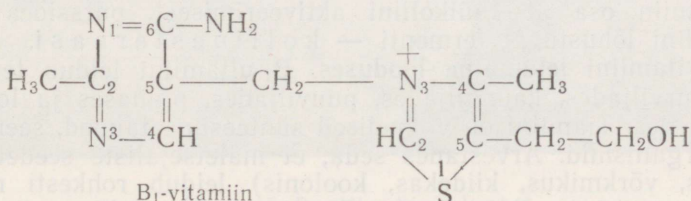
B₁-vitamiini keemiline ehitus. B₁-vitamiini struktuuriliseks aluseks on pürimidiin- ja tiasoolring.



pürimidiin



tiasool



B₁-vitamiin

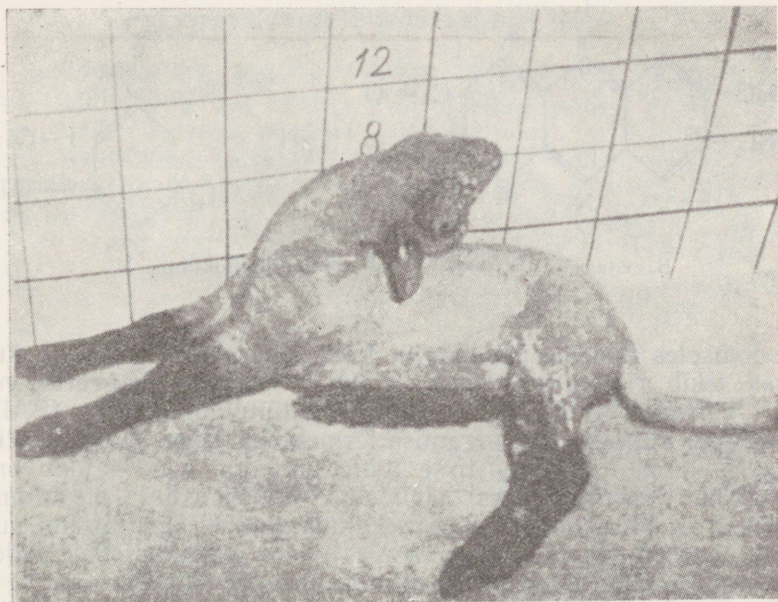
Kuivõrd osa mikrofloorast pidevalt seedeprotsessis lõhustub, laguproduktid aga imenduvad, varustatakse sel teel organismi pidevalt B₁-vitamiiniga. Võimalik, et B₁-vitamiini sünteesitakse ka otseselt looma kudedes — maksas ja lihastes.

Teraviljades paikneb B₁-vitamiin vahetult kestaaluses kihis, mistõttu kooritud teravili ja selle saadused sisaldavad vähe B₁-vitamiini. Rohkesti leidub B₁-vitamiini pärmis, eriti õllepärmis, kus ta esineb pürofosforhappe estrina.

B₁-vitamiini tarve. Põllumajandusloomade B₁-vitamiini tarve erineb liigiti. Täiskasvanud veised ei vaja vitamiini täiendavalt. Hobusel on organismisisene süntees vähem arenenud. Kuid ka hobuse tarve (3—5 mg 100 kg eluskaalu kohta päevas) kaetakse tavaliselt toiduga. Sigade tarve on 2—4 mg 100 kg eluskaalu kohta. Suhteliselt suur on kanade B₁-vitamiini tarve. Munevale kanale arvestatakse ööpäevas 60—80 mg tiamiini 100 g toidu kohta. Täiskasvanud inimese ööpäevane tarve on 2—3 mg tiamiini.

2. B₂-vitamiin, riboflaviin, laktoflaviin

B₂-vitamiin on vajalik kõigile loomadele. Noorele kasvavale organismile osutub ta kasvufaktoriks, mille puudumise esimeseks tunnuseks on kasvu seiskumine. Spetsiifilisteks avitaminoosi tun-



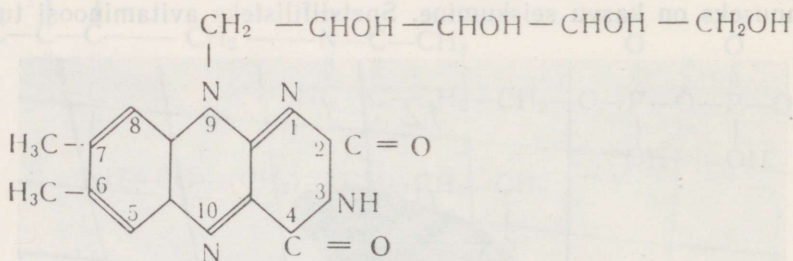
Joonis 15. B₂-avitaminoos lambal.

nusteks on karvakasvu häired, karvade ja juuste väljalangemine, silmade haigestumine (konjunktiviit, keratiit, mida iseloomustab tugev vaskularisatsioon ja kae tekkimine). Nende nähtudega kaasnevad lihaste nõrkus, aneemia, kehatemperatuuri langus, süvenenud juhtumitel ka parees. Lõpuks loom sureb.

Põllumajandusloomade organismis leidub B₂-vitamiini vabana, kuid ka seotud valkudega. Riboflaviini valkkompleksid lõhustuvad proteolüütiliste fermentide toimel. Loomsetes produktides esineb umbes 50% riboflaviinist seotud kujul.

Keemiline ehitus ja toimemehhanism. Välistest tunnustest iseloomustab riboflaviini kollane värvus ja vesilahustes kollakasroheline fluorestsents. Looduses leidub sellelaadseid pigmente — flaviine — suhteliselt sageli. B₂-vitamiin on kollane kristalne vees hästi lahustuv aine; laguneb keetmisel ja ultraviolettkirte toimel, kusjuures moodustuvad bioloogiliselt inaktiivsed ained lumiflaviin ja lumikroom, sõltuvalt leelisest või happelisest keskkonnast.

Keemiliselt on B₂-vitamiin isoalloksasiini metüleeritud derivaat, millele liitub alkohol ribitool. Seetõttu nimetataksegi B₂-vitamiini riboflaviiniks.



B₂-vitamiin (6,7-dimetüül-9-D-ribitüülisoalloksaniin)

Loomsetes kudedes riboflaviin fosforüleerub ATP toimel, kusjuures tekib riboflaviinfosfaat (FMN). Viimane reageerib veel kord ATP-ga, moodustades flaviinadeniindinukleotiidi (FAD), mis kuulub mitmete koehingamise fermentisüsteemi komponentide (kollaste fermentide) koostisse toimerühmana. FAD täidab oma ülesandeid koehingamises, sidudes isoalloksasiini struktuuris vesinikku ja andes seda üle (näiteks hapnikule). B₂-vitamiini puudumise korral pidurdub organismis ainete oksüdatsioon, millest tulenevad eelkirjeldatud arvukad avitaminoosi sümptomid.

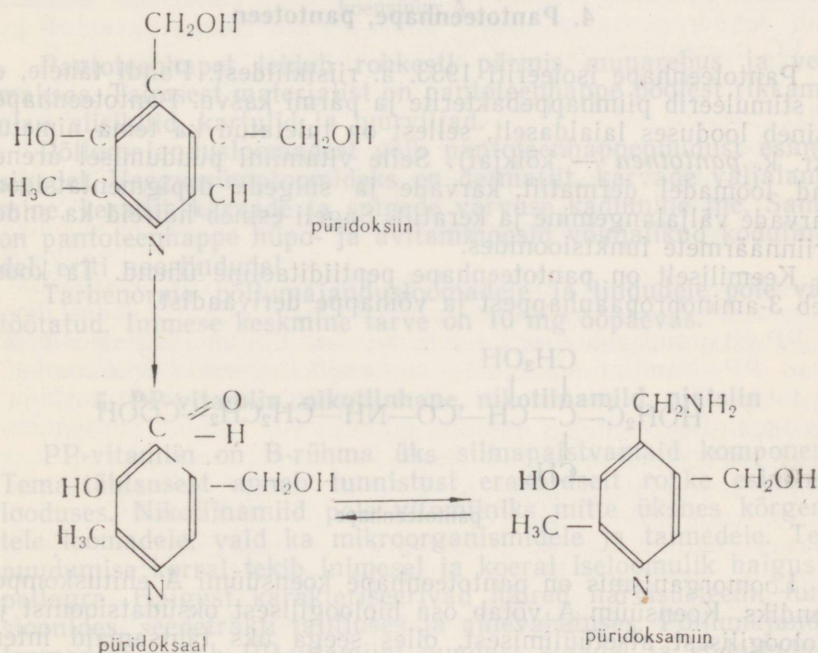
B₂-vitamiini leidumine looduses. Tarve. Riboflaviini leidub kõikides taimsetes ja loomsetes kudedes. Ta võib esineda vabana, näiteks piimaseerumis, või seotult valkudega. Rohkesti on B₂-vita-

miini pärmis, kalades, siseorganites (maksas, põrnas, südames). Ka taimsed koed on B₂-vitamiini poolest rikkad.

Põllumajandusloomade riboflaviinitarve sõltub kasutatava toidu omadustest. Süsivesikute ülekaal vähendab, rasvade hulgaline esinemine suurendab B₂-vitamiini tarvet. Valkude puudumine puhul toidus ei assimileeri loomorganism B₂-vitamiini (V. V. Jefremov). Veised, hobused ja lambad katavad oma riboflaviinitarbe tavaliselt seedetrakti mikrofloora sünteesiva talitluse arvel. Toidus vajavad B₂-vitamiini sead ja kodulinnud, samuti noorloomad (ka mäletsejalised). Sea keskmine tarve on 2,5—8,5 mg 100 kg eluskaalu kohta päevas ja kanatibudel 0,3—0,4 mg 100 g toidu kohta. Täiskasvanud, munevale kanale arvestatakse 4,0 mg päevas. Inimene vajab 2—4 mg riboflaviini päevas.

3. B₆-vitamiin, püridoksiin, adermiin

B₆-vitamiin on vajalik toidulisand sigadele ja kodulindudele. Koduloomadest vajavad püridoksiini veel koerad ja lindudest tuvid. Selle vitamiini puudumise korral seisub kasv, tekib aneemiline seisund ja sageli täheldatakse naha ainevahetushäireid. Muutused vere koostises arenevad iseloomulikult välja sigadel.



Neil langeb hemoglobiinisaldus veres 30% võrra, kusjuures raua hulk kasvab 600 $\mu\text{g}\%$ -ni (normaalne sisaldus umbes 100 $\mu\text{g}\%$). Tähtis on B_6 -vitamiin kanatibudele, kellel avitaminoosi korral ilmnevad häired närvisüsteemi talitluses. Tibud jooksevad eesmärgita, tiivad laiali, pea ebaloomulikus asendis; hiljem teki-
vad krambid.

B_6 -vitamiin isoleeriti 1938. a. Ta on aluselise iseloomuga, vees lahustuv, optiliselt inaktiivne, kuumuskindel ja vastupidav leelises keskkonnas. Taimsetes ja loomsetes kudedes esineb püridoksiin tavaliselt seotuna valkudega. Praegu tuntakse kolme vitamiinilise aktiivsusega adermiiniühendit — püridoksiini (püridoksooli), püridoksaali ja püridoksamiini, mis loomorganismis võivad üksteiseks üle minna.

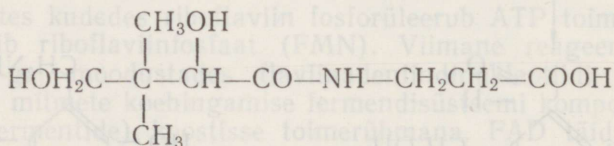
Fosforüleeritud püridoksaal ja püridoksamiin esinevad dekarboksülaaside ja transaminaaside toimerühmades, olles seega valkude ainevahetuse katalüsaatoriks. Adermiin on järelkult oluline koevalkude sünteesil ja nende ümbermuutmisel. Valkude hulga suurenemisel toidus suureneb ka B_6 -vitamiini tarve.

B_6 -vitamiini leidub looduses laialdaselt nii taimses kui ka loomses materjalis: teraviljades, maksas, munades jm.; eriti rohkesti leidub teda pärmis.

4. Pantoteenhape, pantoteen

Pantoteenhape isoleeriti 1933. a. riisikliidest. Pandi tähele, et ta stimuleerib piimhappebakterite ja pärmi kasvu. Pantoteenhapet esineb looduses laialdaselt, sellest on tuletatud ka tema nimetus (kr. k. *pantothen* — kõikjal). Selle vitamiini puudumisel arenevad loomadel dermatiit, karvade ja sulgede depigmentatsioon, karvade väljalangemine ja keratiit. Sageli esineb häireid ka endokriinnäärmete funktsioonides.

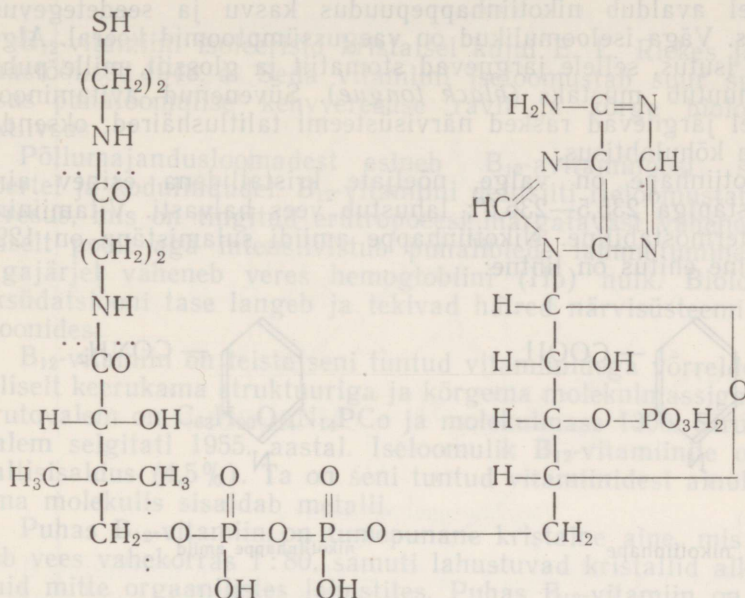
Keemiliselt on pantoteenhape peptiiditaoline ühend. Ta koosneb 3-aminopropaanhapest ja võihappe derivaadist.



pantoteenhape

Loomorganismis on pantoteenhape koensüümi A ehituskomponentiks. Koensüüm A võtab osa bioloogilisest oksüdatsioonist ja bioloogilisest atsetüülimisest, olles seega üks tähtsamaid intermediaarse ainevahetuse katalüsaatoreid. Kudedes moodustub KoA

kompleksi valkudega. Prosteetiline rühm on järgmise struktuuriga:



koensüüm A

Pantoteenhapet leidub rohkesti pärmis, munarebus ja veise maksas. Taimsest materjalist on pantoteenhappe poolest rikkamad nisu, riisikliid, kartulid ja juurviljad.

Põllumajandusloomadest võib pantoteenhappepuudust esineda sigadel. Vaegussümptomideks on dermatiit, karvade väljalangemine, keratiit, karvade ja sulgede värvuse kadumine jne. Samuti on pantoteenhappe hüpo- ja avitaminoosid võimalikud kodulindudel, eriti noorlindudel.

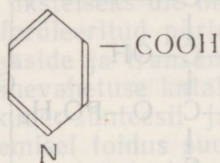
Tarbenorme põllumajandusloomadele ja lindudele pole välja töötatud. Inimese keskmine tarve on 10 mg ööpäevas.

5. PP-vitamiin, nikotiinhape, nikotiinamiid, niatsiin

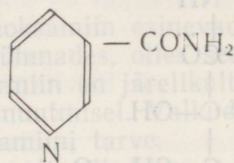
PP-vitamiin on B-rühma üks silmapaistvamaid komponente. Tema tähtsusest annab tunnistust erakordselt rohke esinemine looduses. Nikotiinamiid pole vitamiiniks mitte üksnes kõrgematele loomadele, vaid ka mikroorganismidele ja taimedele. Tema puudumise korral tekib inimesel ja koeral iseloomulik haigus — pellagra. Haigust karakteriseerivad häired närvisüsteemi funktsioonides, seedetrakti talitluses ja ainevahetuses. Põllumajandusloomadest esineb PP-vitamiini puudust sigadel ja kodulindudel.

Sigadel tekib PP-vitamiini puudumise korral isutus, areneb kõhulahtisus ja loom muutub vastuvõtlikuks nakkushaigustele. Kanadel avaldub nikotiinhappepuudus kasvu ja seedetegevuse häiretes. Väga iseloomulikud on vaegussümptoomid koeral. Algul ilmneb isutus, sellele järgnevad stomatiit ja glossiit, mille puhul keel muutub mustaks (*black tongue*). Süvenenud avitaminoosi juhtudel järgnevad rasked närvisüsteemi talitlushäired, oksendamine ja kõhulahtisus.

Nikotiinhape on valge, nõeljate kristallidena esinev aine sulamistäpiga 235,5—236,6°; lahustub vees halvasti. Vitamiinina on ta termostabiilne. Nikotiinhappe amiidi sulamistäpp on 129°. Keemiline ehitus on lihtne:

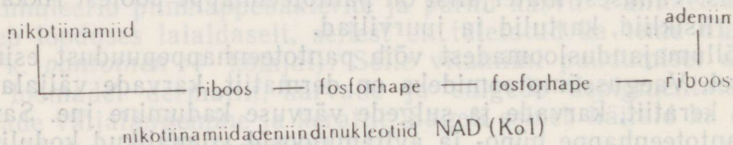


nikotiinhape



nikotiinhappe amiid

Loomorganismis moodustab nikotiinhappe amiid ühe komponendi dehüdrogenaaside toimerühmast (kodehüdrogenaasid I ja II), EC nomenklatuuri järgi NAD ja NADP.



Looduses leidub PP-vitamiini laialdaselt teraviljades, peamiselt kestades, ja eriti rohkesti pärmis. Loomsetest kudedest leidub PP-vitamiini suhteliselt enam maksas. Põllumajandusloomad võivad PP-vitamiini sünteesida ise aminohappest trüptofaanist. Kui toiduvalk ei sisalda küllaldaselt trüptofaani, võib tekkida PP-vitamiini defitsiit.

Tarbenormid on määratud sigade jaoks:

kesik	kuni	25	kg	elk.	vajab	päevas	7,0	mg
"	"	50	"	"	"	"	12,5	"
"	"	75	"	"	"	"	16,5	"
"	"	100	"	"	"	"	21,0	"

Täiskasvanud inimese ööpäevaseks tarbenormiks arvestatakse 15—25 mg.

6. B₁₂-vitamiin, kobamiid, tsüaankobalamiin, aneemiavastane vitamiin

B₁₂-vitamiini isoleerisid kristalsel kujul E. L. Rickes ja tema kaastöölised 1948. a. Seda vitamiini iseloomustab suur spetsiifilisus pahaloomulise kehveresuse ravil ja kõrge bioloogiline aktiivsus.

Põllumajandusloomadest esineb B₁₂-avitamiinooosi sigadel, koertel ja kodulindudel. B₁₂-vitamiini defitsiiti iseloomustab kehveresus, mis on tingitud erütropoeesi märgatavast vähenemisest, teiselt poolt aga intensiivistub punaliblede lammutumine. Selle tagajärjel väheneb veres hemoglobiini (Hb) hulk. Bioloogilise oksüdatsiooni tase langeb ja tekivad häired närvisüsteemi funktsioonides.

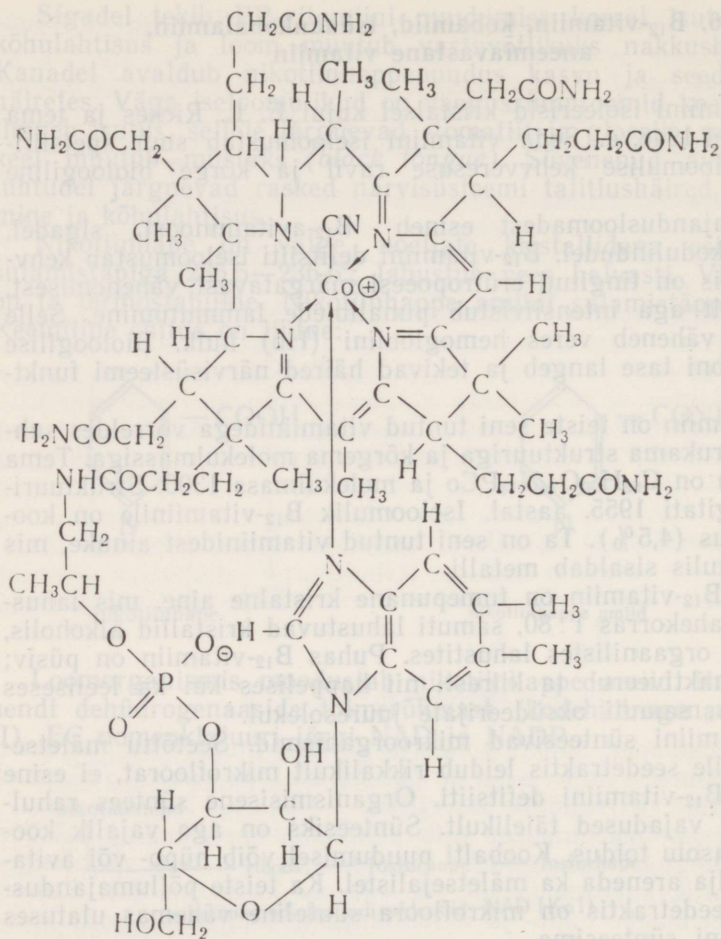
B₁₂-vitamiin on teiste seni tuntud vitamiinidega võrreldes suhteliselt keerukama struktuuriga ja kõrgema molekulmassiga. Tema brutovalem on C₆₃H₉₀O₁₄N₁₄PCo ja molekulmass 1300. Struktuuri valem selgitati 1955. aastal. Iseloomulik B₁₂-vitamiinile on koobaltisisaldus (4,5%). Ta on seni tuntud vitamiinidest ainuke, mis oma molekulis sisaldab metalli.

Puhas B₁₂-vitamiin on tumepunane kristalne aine, mis lahustub vees vahekorras 1:80, samuti lahustuvad kristallid alkoholis, kuid mitte orgaanilistes lahustites. Puhas B₁₂-vitamiin on püsiv; lahustes inaktiveerub ta kiiresti nii happelises kui ka leelises keskkonnas, samuti oksüdeerijate juuresolekul.

B₁₂-vitamiini sünteesivad mikroorganismid. Seetõttu mäletsejalistel, kelle seedetraktis leidub rikkalikult mikrofloorat, ei esine tavaliselt B₁₂-vitamiini defitsiiti. Organismisisene süntees rahuldab looma vajadused täielikult. Sünteesiks on aga vajalik koobalti olemasolu toidus. Koobalti puudumisel võib hüpo- või avitaminoos välja areneda ka mäletsejalistel. Ka teiste põllumajandusloomade seedetraktis on mikrofloora suuteline vähemas ulatuses B₁₂-vitamiini sünteesima.

Rohkesti sünteesivad B₁₂-vitamiini pinnase mikroorganismid, eriti need, kes elavad seisvate veekogude põhjamudas — sapropeelis. Veepuhastusjaamade muda («aktiivne muda») leiab loomakasvatuses kasutamist B₁₂-vitamiini allikana.

B₁₂-vitamiini rakendamisel ravi otstarbeks selgitati välja omapärane nähtus: B₁₂-vitamiin avaldab pahaloomulise kehveresuse puhul aneemiavastast toimet ainult parenteraalsel, mitte aga peroraalsel manustamisel. Seda nähet seletatakse asjaoluga, et terve inimese maonõre sisaldab spetsiifilist valku [nn. sisemine (Castle'i) faktor], mis, reageerides B₁₂-vitamiiniga («väline faktor»), moodustab uue, proteiidi tüüpi kompleksi. Niisugune kompleks on resistentne mao-soolte mikroorganismide toime suhtes, sest juhtumil, kui kompleksi ei moodustu (näiteks haigel), kasutavad seedetraktis esinevad mikroorganismid B₁₂-vitamiini



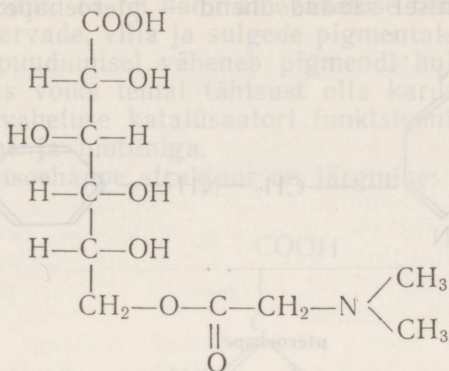
B₁₂-vitamiin

oma ainevahetuse tarbeks, peremeesorganismis aga areneb avitaminoos.

B₁₂-vitamiini toimemehhanismist kõrgemas organismis on teada, et ta võtab osa metüülrühmade ülekandmisest (metüülimisest). Seega võib arvata, et B₁₂-vitamiini funktsioon on seotud foolhappega. On tõenäoline, et B₁₂-vitamiin kas otseselt või kaudselt võtab osa desoksüriboosi sünteesist; samuti võib ta taandada disulfiidrühma tiolrühmaks. Ta soodustab rasva ladestumist organismis, A-vitamiini moodustumist karotiinist ja glükoosi oksüdatsiooni kudedes.

7. B₁₅-vitamiin — pangaamhape

Looduslik pangaamhape, mis avastati 1951. aastal E. T. Krebsi ja tema kaastööliste poolt, on D-glükoonhape ja dimetüülglytsiini ester:



B₁₅-vitamiin (pangaamhape)

B₁₅-vitamiini leidub teiste B-rühma vitamiinide kõrval looduses nii taimsetes kui ka loomsetes kudedes. Teda on isoleeritud riisikliidest, õllepärmist, loomade maksast ja verest. Loodusliku B₁₅-vitamiini kõrval kasutatakse praktikas ka mitmeid sünteetilisi pangaamhappe derivaate, mille koostist iseloomustab suurem (4–12) metüülrühmade arv.

Pangaamhape avaldab loomorganismile väga mitmekülgset toimet. Labiilsete metüülrühmade olemasolu tõttu molekulis võtab ta osa bioloogilisest metüülimisest, soodustades seega kreatiini, koliini jt. ühendite sünteesi. Pangaamhappe juuresolek soodustab hapniku kasutamist kudedes, steroidhormoonide sünteesi ja glükogeeni moodustumist maksas ning lihastes. Meditsiinis kasutatakse pangaamhapet südame-veresoonte, sise- ja teiste haiguste korral. Tema tähtsuse kohta loomakasvatuses on praegu veel vähe andmeid.

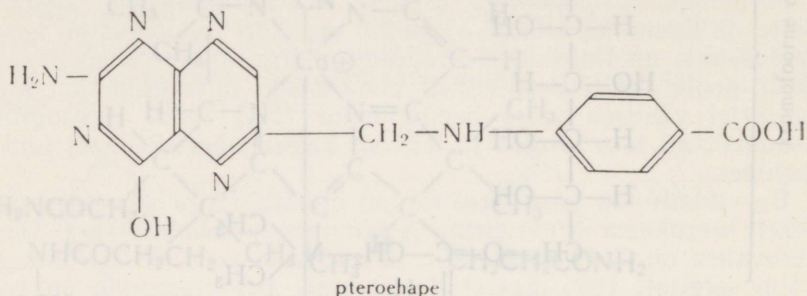
8. Foolhape

Foolhape kuulub kõrgemates organismides vereloomet mõjustavate faktorite hulka; mikroorganismides (piimhappebakterid) on ta vajalik kasvu ainevahetuses. Esmakordselt isoleeriti teda taimelehtedest, millest on tuletatud ka selle vitamiini nimetus (lad. k. *folium* — leht).

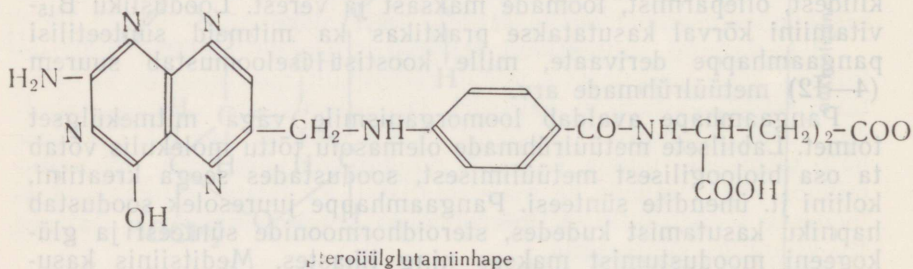
Foolhappe puudumisel areneb koertel ning kana- ja kalkuni- tibudel aneemia, samuti kasvu seiskumine. Pärast foolhappe

manustamist täheldatakse haigete kiiret paranemist; noorloomad ja linnud hakkavad normaalselt arenema.

Keemiliselt koosneb foolhape kolmest komponendist: pteridiniinist, p-aminobensoehappest ja glutamiinhappest. Seejuures võib piimhappebakterite kasvu soodustada juba eelmainitud kahe komponendi liitumisel saadud ühend — pteroehape:



Teine vitamiinilise aktiivsusega ühend tekib, kui pteroehapetele kondenseerub glutamiinhape. Sel teel tekib pterooülgutamiinhape, nagu ta esineb maksas:



Peale mainitute avaldab foolhappega sarnast aktiivsust rida ühendeid, mille põhiliseks omavaheliseks struktuuriliseks erinevuseks on glutamiinhappe molekulide erinev hulk vitamiini molekulis. Foolhappe nimetuse all tuntakse kõiki vitamiinilise aktiivsusega pterooülgutamiinhappeid.

Ainevahetuses võtab foolhappe osa metüülrühmade sünteesist ning ülekandmisest, puriinide moodustamisest ja erütropoesist.

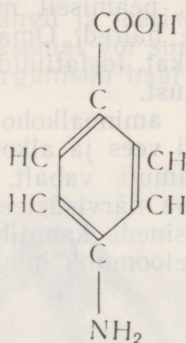
Foolhapet leidub nii taimsetes kui ka loomsetes kudedes; eriti rohkesti on teda pärmis. Kudedes võib foolhappe esineda nii vabalt kui ka valkkompleksidena.

9. Paraaminobensoehape

Paraaminobensoehappe vitamiiniline toime avastati esialgselt seoses tema omadusega soodustada mikroorganismide kasvu. Hiljem selgitati, et p-aminobensoehape on vajalik lisand ka inimeste ja loomade toidus. Ta on naha ainevahetuse faktor, mille olemasolust sõltub karvade, villa ja sulgede pigmentatsioon. Paraaminobensoehape puudumisel väheneb pigmendi hulk karvades, mistõttu praktikas võiks temal tähtsust olla karusloomakasvatuses.

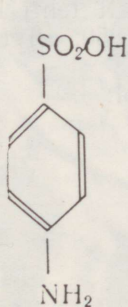
Naha ainevahetuse katalüsaatori funktsiooni kannab ta koos pantoteenhappe ja biotiiniga.

p-aminobensoehappe struktuur on järgmine:

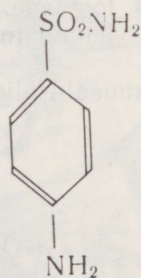


Ta on kristalne, vees halvasti lahustuv ühend; paremini lahustub alkoholis. Kõrges temperatuuris on ebapüsiv.

p-aminobensoehappe kõrval tuntakse mitmeid tema struktuuri- lisi analooge, mis toimelt on talle antagonistlikud. Siia kuuluvad valge streptotsiid jt. sulfoonamiidipreparaadid, mis taanduvad organismis sulfaniilamiidiks.



sulfaniilhape



sulfaniilamiid
(valge streptotsiid)

Kuna p-aminobensoehape on paljudele mikroobiliikidele eluvajalikuks aineks, siis tema antagonistid takistavad vastavate mikroobide kasvu ja arengut. Seda asjaolu kasutataksegi praegusel ajal kemoterapias, kus ravimitena leiab rakendamist rohkesti nn. sulfoonamiidipreparaate.

10. Koliin

Koliin on rasvade ainevahetuse katalüsaator. Tema puudumisel toidus aeglustub noorloomade kasv ja ilmneb rida häireid ainevahetuses. Iseloomulikud on patoloogiliste rasvühendite ilmumine siseorganitesse, peamiselt maksasse, neerude degeneratsioon ja närvitalitluse häired. Oma juuresolekuga soodustab koliin seedetrakti mootorikat, fosfatiidide sünteesi maksas ja selle kaudu rasvade ainevahetust.

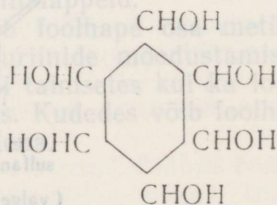
Keemiliselt on koliin aminoalkohol (valemite vt. letsitiinid lk. 33). Ta lahustub hästi vees ja alkoholis. Kudedes esineb ta letsitiini koostisosana, samuti vabalt. Kuuludes atsetüülkoliini koostisse, võtab koliin osa närvisüsteemi talitlusest.

Koliinipuudust võib esineda kanatibudel. Sel korral aeglustub neil kasv ja tekib iseloomulik haigus, nn. peroos (logeliigus).

11. Inosiit, mesoinositool

Inosiit kuulub kõikide taimsete ja loomsete kudede koostisse. Tema vitamiiniline toime avastati katsetes noorte hiirtega. Pandi tähele, et noored hiired kunstlikul toidul, mis sisaldas paljusid vitamiine, jäid kasvus seisma, kusjuures neil hakkasid karvad välja langema. Normaalne tervislik seisund taastus maksaekstrakti lisamisel loomade toidule. Samaaegselt tehti kindlaks, et maksaekstraktis leidub juba ammu (alates 1850. a.) tuntud ainet — inosiiti.

Inosiit on kuuealuseline tsükliline alkohol:

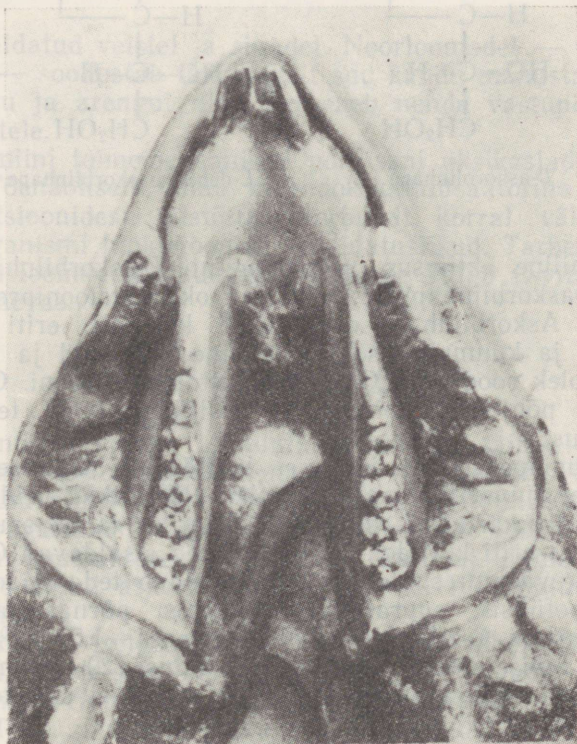


Ta lahustub hästi vees ja moodustab kristalle, mille sulamistemperatuur on 225°. Inosiidi võimalikest isomeeridest avaldab ainult mesoinositol vitamiinilist aktiivsust.

Seni pole veel selgitatud, kas inosiit on vitamiinina vajalik ainult hiirtele ja rottidele või ka teistele loomaliikidele.

12. C-vitamiin, askorbiinhape, skorbuudivastane vitamiin

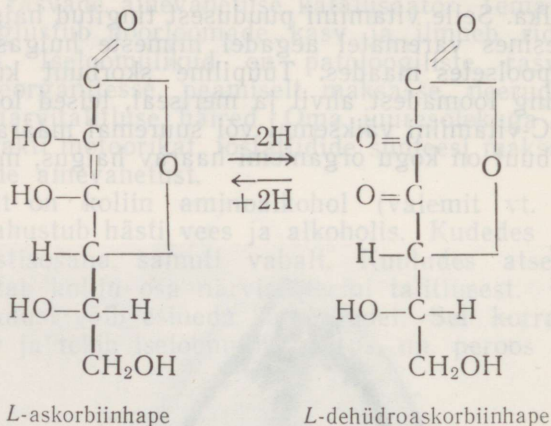
C-vitamiin kuulub tuntumate ja suhteliselt hästi uuritud vitamiinide hulka. Selle vitamiini puudusest tingitud haigust — skorbuuti — esines varematal aegadel inimeste hulgas massiliselt, eriti põhjapoolsetes maades. Tüüpiline skorbuut kujuneb välja inimesel ning loomadest ahvil ja meriseal, teised loomaliigid on suutelised C-vitamiini väiksemal või suuremal määral ise sünteesima. Skorbuut on kogu organismi haarav haigus, mille välisteks



Joonis 16. Skorbuut seal. Haavandid igemetel ja suu limaskestal. Üks lõikehammas välja langenud.

tunnusteks on täppverevalumid nahas, lihastes ja siseorganites. Verevalumid on tingitud veresoonte seinte läbilaskvuse häiretest. Teiseks iseloomulikuks tunnuseks on igemete põletik ning hammaste rikked, lahtitulek ja väljalangemine. Peale loetletud tunnuste täheldatakse mitmete organite ja organisüsteemide häiritud funktsioone.

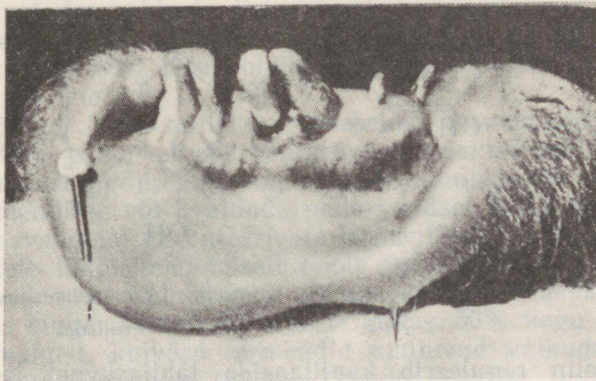
C-vitamiin ehk *L*-askorbiinhape on happelise reaktsiooniga valge kristalne aine. Ta lahustub hästi vees ja alkoholis. Struktuur on lähedane heksoosidele:



Vitamiiniline aktiivsus on omane nii *L*-askorbiinhappele kui ka dehüdroaskorbiinhappele; edasised oksüdatsiooniproduktid on inaktiivsed. Askorbiinhape oksüdeerub kergesti, eriti leelises keskkonnas ja kuumutamisel. Happeline keskkond ja redutseerijate juuresolek soodustab C-vitamiini stabilisatsiooni. C-vitamiini lagunemise põhjuseks toiduainete säilitamisel on tema kerge oksüdeeruvus.

Askorbiinhapet leidub looduses laialdaselt, peamiselt rohelistes taimedes, juurviljades ja kartulis. Rikkalikult leidub C-vitamiini kibuvitsamarjades, mustades sõstardes ja okaspuude okastes, viimastes eriti kevadel. Loomsed koed sisaldavad C-vitamiini märgatavalt vähem; suhteliselt enam leidub teda endokriinnäärmetes: hüpofüüsis, suprarenaalnäärmetes, põrnas ja maksas. Lehmapiimas on C-vitamiini vähe (umbes 1–1,5 mg%); hoopis kõrgem on emisepiima C-vitamiini sisaldus (20–30 mg%). See asjaolu lubab eeldada askorbiinhappe olulisust noorte põrsaste toitumisel.

Täiskasvanud põllumajandusloomade organismis moodustub askorbiinhapet vajalikul hulgal, mistõttu nad võivad normaalselt areneda ka C-vitamiini-vabal toidul. Üksikujuhtumitena on skor-



Joonis 17. Skorbuut seal. Igemete haavandiline põletik, millega kaasneb hammaste lahtitulek ja väljalangemine.

buuti täheldatud veistel ja sigadel. Noorloomadel — vasikatel ja põrsastel — soodustab täiendavalt suu kaudu manustatud C-vitamiini kasvu ja arengut ning suureneb nende vastupidavus nakkushaigustele.

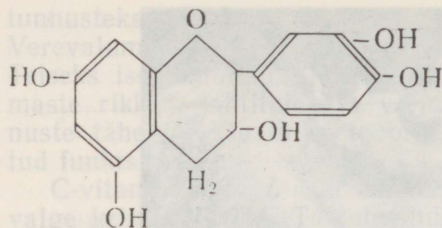
C-vitamiini toimemehhanismi pole seni üksikasjades veel selgitatud. Tõenäoliselt võtab ta redokskatalüsaatorina osa paljudest reaktsioonidest, mistõttu skorbuudi korral väljalangemisenähud organismi funktsioonides on ulatuslikud. Tarbenormid põlumajandusloomadele puuduvad. Inimene vajab C-vitamiini 50—100 mg päevas.

13. P-vitamiin, tsitriin

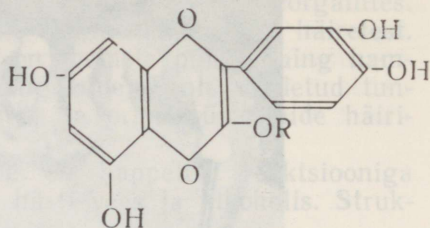
P-vitamiini nimetuse all tuntakse mitmeid taimseid pigmente, mida väliselt iseloomustab kollane värvus. Seetõttu nimetatakse rühma kuuluvaid aineid ka flavoonideks. P-vitamiin kuulub vere-soonte permeaablust reguleerivate toimeainete hulka. Ta on üks C-vitamiini kaasfaktoreid. Tüüpiline skorbuut inimesel kujuneb välja mitte ainult askorbiinhappe, vaid ka P-vitamiini samaaegsel puudumisel.

P-vitamiinile iseloomulikku aktiivsust on täheldatud mitmel struktuurilt üksteisele lähedastel ühenditel, nagu hesperidiinil, eriodiktiinil, rutiinil ning mõnedel katehhiinidel ja nende derivaatidel. Tuntumad on *L*-epikatehhiin ja rutiin.

P-vitamiinilise aktiivsusega aineid leidub tatra õites ja lehtedes, mustas sõstras, punases pipras, teelehtedes, vähem puu- ja juurviljades ning loomsetes kudedes.



L-epikatehiin



rutiin (kvertsetiin-rutinosiid)

R-rutinoos

P-vitamiin reguleerib kapillaaride läbilaskvust, arvatavasti kaitstes adrenaliini selle kiire oksüdeerumise eest ja pärssides hüaluronidaasi. Hüaluronidaas on ferment, mis lõhustab hüaluroonhapet — rakkudevahelise sideaine üht tähtsamat komponenti.

HORMOONID

Hormoonideks nimetatakse loomsetes rakkudes moodustuvaid ja hormonaalsel teel transportitavaid, organismi funktsioone reguleerivaid ning koordineerivaid orgaanilisi aineid. Enamik hormoonidest eritatakse rakkudevahelisse vedelikku (verre, lümfi jm.), mille kaudu nad suunatakse mõjustatavatesse organitesse. Mõned hormoonid, nn. koe- ja neurohormoonid, produtseeritakse vahetult nende mõjupiirkonnas. Hormoone iseloomustab kõrge bioloogiline aktiivsus, mille poolest nad sarnanevad fermentide ja vitamiinidega. Hormoonide põhiliseks erinevuseks, võrreldes fermentidega, on nende enamikul juhtudel mitte otsene, vaid kaudne mõju organismi ainevahetust moodustavatesse keemilistesse protsessidesse. Loomorganismidele ei ole hormoonid välisfaktoriteks nagu vitamiinid, vaid sünteesitakse organismis, kusjuures aga sünteesi lähteained saadakse toiduga.

Hormoonide vahendusel koordineeritakse rakkude, kudede, organite ja organisüsteemide talitlust. Selle tulemusena moodustub terviklik organism, mille üksikud osad säilitavad teatava autonoomsuse. Hormoonide biosüntees allub neuraalsele regulatsioonile; teisest küljest mõjustavad hormoonide moodustumise ulatust ja nende eritumist organismisisesed biokeemilised muutused. Kudede ja rakkude ainevahetusse toimivad hormoonid mitmel viisil, näiteks:

- 1) rakkude ja rakuosade permeaabluse muutmise teel;
- 2) reguleerides fermentide hulka veres, samuti tsükliliste fermentireaktsioonide kulgu ning sellega seoses ka energiaenergeetilist ainevahetust;
- 3) stimuleerides või pidurdades närvisüsteemi talitlust;

- 4) mõjustades rakkude jagunemist (mitoosi);
- 5) fermentide ja kofermentide mõjustamise kaudu.

Koed reageerivad hormoonidele sõltuvalt ioonilisest tasakaalust jt. tingimustest.

Rakusiseste biokeemiliste protsesside hormonaalne regulatsioon seisneb peamiselt fermentatiivsete reaktsioonide mõjustamises. Seejuures võib hormoon otseselt toimida ühesse või mitmesse fermentidisse või avaldada neile kaudset mõju. Raku varustamine ainevahetust garanteerivate fermentidega allub ühelt poolt geneetilistele faktoritele, teiselt poolt aga sõltub toitumistingimustest, esijoones aminohapete olemasolust. Täiskasvanud loomorganismis langeb fermentide arvele umbes 50% kogu valgu biosünteesi mahust, kuivõrd fermentid kuuluvad valkude ja polüpeptiidide hulka. Sellest tulenebki toidu koostise limiteeriv osa katalüütiliste ainete moodustumise protsessis ja selle kaudu ka organismis funktsioneerivates regulatoorsetes mehhanismides.

Teadust, mis uurib endokriinnäärmete talitlust, organite ja kogu organismi funktsioonide suunamist hormoonide vahendusel ning endokriinnäärmete talitluse häiretest tulenevaid muutusi ainevahetuses, nimetatakse endokrinoloogiaks. Biokeemiasse kuuluvad küsimused hormoonide keemilisest ehitusest, nende biosünteesist ja toimemehhanismist.

Endokrinoloogia kui teaduse sünniaastaks peetakse 1849. a., mil A. Berthold tõestas, et kastratsiooni tagajärgi on võimalik kompenseerida testiste transplantatsiooni teel. Kui 1889. a. Ch. Brown-Sequard teatas, et temal on õnnestunud vanadusega kaasnevaid nähtusi organismis ravida looma testistest valmistatud ekstraktiga, tunti juba mõistet «sisesekreetsioon». Viimati mainitud termin võeti kasutusele prantsuse teadlase C. Bernardi ettepanekul. Nimetus «hormoon» on tuletatud kreekakeelsest sõnast *hormao* (= virgutan, sunnin, ärritan) ja seda kasutati esmakordselt 1905. a. E. H. Starlingi töödes. Hormoonide keemia alaseks uusimaks saavutuseks tuleb pidada mitmete peptiidhormoonide keemilise struktuuri selgitamist.

Hormoonide biosüntees lokaliseerub endokriinnäärmetes — hüpofüüsis, kilpnäärmes, paratüreoidnäärmetes, pankreasesaartes, suprarenaalnäärmetes, sugunäärmetes ja platsentas. Hormoonide produtseerijana tuleb arvesse ka närvisüsteem ühelt poolt vaheajuga seostuva hüpofüüsi kaudu, teiselt poolt keemiliste toimeainete moodustamise teel signaalide ülekandmisel sünapsides.

Hormoonide süntees toimub fermentatiivsel teel. Proteohormoonide lähteainetena kasutatakse amino- ja nukleiinhappeid. Insuliini biosüntees pankreasesaartes sõltub vabast SH-rühmadest β -rakkudes. Steroidhormoonide lähteaineteks on süsivesikute ja rasvade ainevahetuse madalmolekulaarsed vaheproduktid. Koeja neurohormoonid moodustuvad aminohapete laguproduktidest.

Proteohormoonide sünteesist võtavad osa desoksüribonukleotiidid. Sünteesitud hormoonid ei allu aga tavalistele, valkude ainevahetuses iseloomulikele biokeemilistele muutustele, vaid vastusena adekvaatsele ärritusele suunatakse nad verre.

Endokriinnäärmetes moodustuvaid hormone tavaliselt ei deponeerita. Ainult mõnedes näärmetes kogunevad teatavad toimeainete varud (türeoglobuliin kilpnäärmes). Seevastu ovariaalfolliikulites valmiv östradiool suubub pärast sünteesi verre ja laguneb kiiresti.

Hormoonide klassifikatsioon. Keemilise struktuuri alusel võib hormoonid jaotada kahte suurde rühma:

1) polüpeptiid- ja proteohormoonid;

2) steroidhormoonid.

Nimetatute kõrval produtseeritakse toimelt hormoonidele lähedasi aineid, nn. koehormoone, mitte ainult endokriinnäärmetes, vaid ka mujal organismis. Neid ainevahetusse toimivaid hormonaalse iseloomuga ühendeid, millel puuduvad mõned hormoonide karakterseid omadused (spetsiifilised vaeguse sümptoomid, kindlalt piiristatav sünteesikoht jt.), nimetatakse hormonoiidideks.

Loetletud rühmad jagunevad alarühmadeks hormoonide biosünteesi lokalisatsiooni alusel (endokriinnäärmete järgi) ja need omakorda üksikuteks toimeaineteks.

Polüpeptiid- ja proteohormoonide hulka kuuluvad:

1) kilpnäärme hormoonid türeoglobuliin, türoksiin, trijoodtüroniin, dijoödtürosiin jt.;

2) pankrease hormoonid insuliin, glükagoon, lipokaiin, tsentrotropneiin, vagotoniin;

3) paratüreoidnäärmete hormoonid;

4) hüpofüüsi hormoonid, mis jaotatakse alarühmadesse päritolu järgi vastavalt hüpofüüsi morfoloogilisele struktuurile:

a) eessagara hormoonid — somatotropiin (STH), türeotropiin (TTH), kortikotropiinid (AKTH), gonadotropiinid (FSH, LH, LTH jt.); b) tagasagara hormoonid — oksütotsiin, vasopressiin, vasototsiin; c) vahesagara hormoonid — intermediin (melanotropiin, MSH);

5) epifüüsi hormoonid;

6) peaaju hormoonid.

Steroidhormoonide hulka kuuluvad:

1) suguhormoonid (seksageenid) — isassuguhormoonid (androgeenid) ning emassuguhormoonid (östrogeenid ja gestaageenid);

2) suprarenaalnäärmete koorehormoonid — mineraalkortikosteroidid, glükokortikosteroidid jt.

Hormoonide hulka kuuluvad:

1) pürokatehhiinamiinid — noradrenaliin, adrenaliin, isopropüladrenaliin;

- 2) indooli derivaadid — serotoniin jt.;
- 3) histamiin;
- 4) atsüülkoliinid — atsetüülkoliin, butürüülkoliin jt.;
- 5) seedetrakti hormoonid — gastriin, sekretiin jt.

Peale loetletute kuulub hormoonide hulka rohkesti organismi mitmesugustes piirkondades sünteesitavaid toimeaineid: kallidiin, hüpertensiin, hepariin, hirudiin jt.

POLÜPEPTIID- JA PROTEOHORMOONID

1. Kilpnäärme hormoonid

Kilpnäärme hormoonide rühma kuuluvad joodi sisaldavad toimeained: türeoglobuliin, jodeeritud türoniinid ja nende desaminiimise produktid. Kilpnäärme hormoonide primaarseks vormiks on joodi sisaldav valk türeoglobuliin, mida ei eritata verre, vaid mis lõhustub fermentatiivselt. Veres transporditav hormooni vorm on jodeeritud türoniinid, mis organismi perifeerias (kudedes) alluvad edasiste keemilistele muutustele ja tõenäoliselt toimivad rakusisesesse ainevahetusse mitokondrites lokaliseeruvate fermendisüsteemide kaudu. Praktikas tuntakse «kilpnäärme hormooni» nimetuse all kilpnäärme ekstrakte, türeoglobuliini, tetra- ja trijoodtüroniini.

Türeoglobuliin on glükoproteiid, mis sisaldab 0,1—0,8% joodi. Sea türeoglobuliini molekulmass on 650 000. Ta koosneb kümnest peptiidahelast ja umbes 576 aminohappe jäägist. Veise türeoglobuliini hormonaalne aktiivsus on märgatavalt madalam sea omast, moodustades sellest 40—60%.

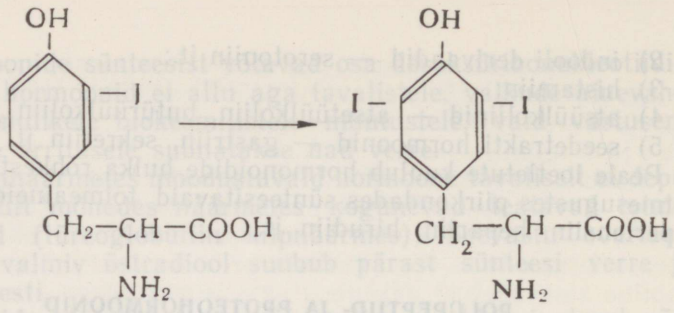
Jodeeritud türoniinid on veres tsirkuleerivate kilpnäärme hormoonide vormid. Kilpnäärmes ei paikne nad mitte vabalt, vaid peptiidsidega seotud türeoglobuliini molekulides. Proteinaaside toimel lõhustub türeoglobuliin vabastab põhiliselt kaks türoniinide sünteesi lähteprodukti: 3-monojoodtürosiini ja 3,5-dijoodtürosiini. Nende kahe ühendi koostises paikneb umbes 50—60% kogu kilpnäärmes leiduvast joodist. Jodeeritud türoniinid — kilpnäärme hormoonid — moodustuvadki eelnimetatud kahe joodi sisaldava aminohappe kondensatsiooni tulemusena.

Kilpnäärme hormoonide süntees toimub tõenäoliselt järgmiste vaheetappide kaudu (vt. struktuurvalem lk. 114).

Türosiin (3,3',5,5'-tetrajoodtüroniin) moodustub kahe dijoodtürosiini kondensatsioonil (vt. lk. 114).

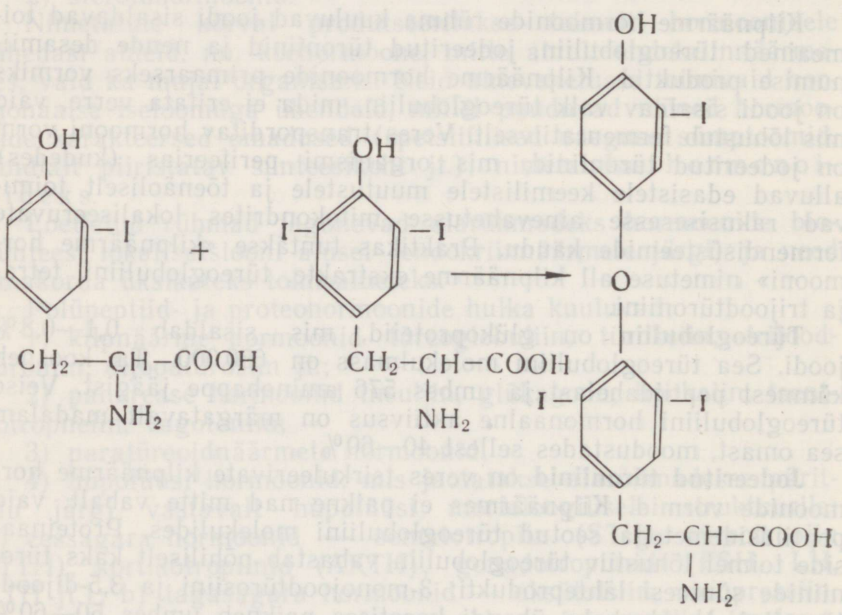
Imetajate kilpnäärmes on seni leitud dijoodtürosiini, trijoodtüroniini ja tetrajoodtüroniini (türosiini). Eritatuna verre seostuvad nad α_2 -glükoproteiidiga, mis osutub kilpnäärme hormoonide peamiseks kolloidseks kandjaks.

Kilpnäärme hormoonid mõjustavad otseselt oksüdatsiooniproct-

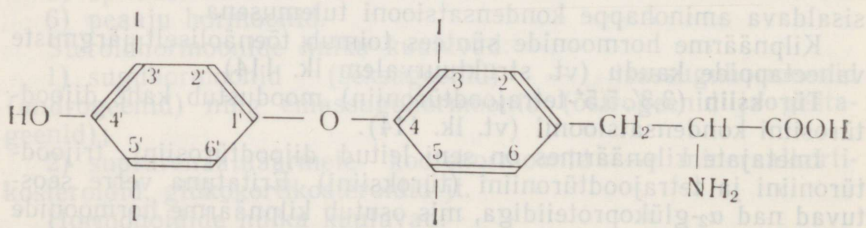


monojooddürosiin

dijooddürosiin



trijooddürosiin



türosiin

sesse rakkude ainevahetuses ja määravad seega ainevahetuse põhikäibe taseme. Türoksiini ja trijoodtüroniini juuresolek suurendab ainevahetust ja kiirendab organismi arenemist. Eeldatakse, et nimetatud hormoonide toime on otseselt suunatud tsüklilistele fermentatiivsetele protsessidele ainevahetuses (biokeemilistele tsüklile). Seega on jodeeritud türoniinid ja nende ainevahetuse (desamiinamise) produktid fermentide aktivaatoriteks. Kõrge bioloogilise aktiivsuse poolest paistab välja trijoodtüroniin, mis ületab türoksiini hormonaalset toimet 3—5-kordselt.

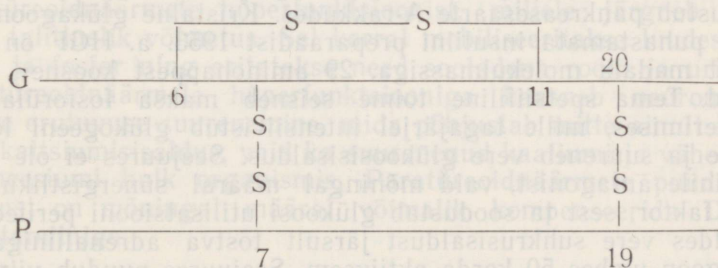
Kilpnäärme hormoonide toime ainevahetusse avaldub süsivesikute, valkude, lipiidide ja vitamiinide käibe mõjustamise kaudu. Nimetatud toitainete, eriti valgu hulka toidus avaldab omakorda mõju ka hormoonide kulutuse suurusele ja nende biosünteesi ulatusele. Mõned toidukomponendid (metioniin, tsüsteiin) toimivad kilpnäärme hormoonide sünergistidena, teiste (joogivee kõrge lubjasisaldus) juuresolek kutsub esile hormonaalse talitluse puudulikkust. Näärme hüperfunktsiooni korral suureneb rasvas lahustuvate vitamiinide tarve loomorganismis jne.

Loomadel esineb kilpnäärme hüperfunktsiooni harva. Hüperfunktsiooni täheldatakse sigadel ja veistel neis piirkondades, kus toit sisaldab vähe joodi.

2. Pankrease hormoonid

Pankrease hormoonid — insuliin ja glükagoon — moodustuvad pankreasesaarte tsinki sisaldavates β - ehk B- ja α - ehk A-rakkudes. Inimese pankreases leidub nimetatute kõrval veel D-rakke ja meriseal C-rakke. Glükagooni produtseerivad A-rakke leidub ka mao ja soole limaskestas. Peale insuliini ja glükagooni produtseerib pankreas veel mitmeid hormoonidesarnaseid aineid: lipokaiini, tsentropneiini ja vagotoniini.

Insuliin on suletud ahelaga, 48 aminohappest koosnev peptiid. Amorfse insuliini brutovalem on $C_{254}H_{377}O_{75}N_{65}S_6$ ja molekulmass 5733,5. Insuliini molekul koosneb kahest (G- ja P-ahel) paralleelsest, vastavalt 21 ja 30 aminohappe jääki sisaldavast peptiidahelast, mis seostuvad ringisarnaseks struktuuriks kahe disulfiidsideme kaudu.



Insuliini molekuli skeem

Eri loomaliikide pankreasest isoleeritud insuliini struktuuris avalduvad mõningad liigiomased iseärasused. Veise insuliini valemis paiknevadalaniin, seriin ja valiin polüpeptiidahelas asendites 8, 10 ja 11, sea pankreasest isoleeritud insuliinis on samadel kohtadel treoniin, seriin ja isoleutsiin, hobusel vastavalt treoniin, glütsiin ja isoleutsiin jne. Uhes kg-s veise pankreasest leidub keskmiselt 150 mg insuliini, inimese pankrease B-rakud produtseerivad seda iga päev umbes 2 mg. Puhta insuliini preparaadi isoleerisid esmakordselt Kanada teadlased F. Banting ja C. Best 1922. a. Insuliini sünteesi regioonid — B-rakkudes — leiduvad tsink seostub kergesti ühendi struktuuris paikneva histidiini imiidasooltsükliga. Tsink-kompleksühendina leiab insuliin kasutamist meditsiinis.

Insuliini toime organismis on väga mitmekülgne ja avaldub iseloomulikult süsivesikute ainevahetuse normaliseerimises. Ta toimib glükokinaasiasse, põhjustades glükoosi ümberpaigutamist rakkudevahelises ruumis. Insuliini kaastoiuimel tungib glükoos rakkudesse ja suureneb rasva süntees süsivesikutest. Peale loetletud funktsioonide mõjustab insuliin veel mitmeid ainevahetuse avaldusi nn. sekundaarse talitluse korras:

- a) vähendab vere suhkrusisaldust;
- b) suurendab glükogeeni hulka lihastes;
- c) soodustab rasvhapete β -oksüdatsiooni;
- d) stimuleerib peptiidide sünteesi;
- e) vähendab fosfaatide sisaldust veres ja uriinis ning kaaliumi sisaldust veres.

Insuliini produtseerimise häired avalduvad harva esinevas hüperfunktsioonis, mis avaldub vere suhkrusisalduse vähenemises (hüpoglükeemia) ja suhteliselt sageli (inimestel) diagnoositavas hüpofunktsioonis. Viimast tuntakse suhkurtõve (*diabetes mellitus*) nimetuse all. Diabeet võib olla põhjustatud B-rakkude vähenenud produtseerimisvõimest, kuid ka insuliini intensiivistunud lagunemisest insulinaasi toimele või hormooni blokeerimisest plasmavalkude γ -globuliinide fraktsioonis sisalduva spetsiaalse faktori poolt.

Glükagoon (hüperglükeemilis-glükogenolüütiline faktor, HGF) moodustub pankreasesaarte A-rakkudes. Kristalne glükagoon isoleeriti puhastamata insuliini preparaadist 1953. a. HGF on suhteliselt madala molekulmassiga, 29 aminohappest koosnev polüpeptiid. Tema spetsiifiline toime seisneb maksa fosforülaaside aktiveerimises, mille tagajärjel intensiivistub glükogeeni lõustumine ja suureneb vere glükoosisisaldus. Seejuures ei ole HGF insuliinile antagonist, vaid mõningal määral sünergistliku toimega faktor, sest ta soodustab glükoosi utilisatsiooni perifeerias. Võrreldes vere suhkrusisaldust järsult tõstva adrenaliiniga on glükagoon umbes 50 korda aktiivsem. Seejuures puudub viimasel adrenaliinile iseloomulik südame-veresoonte talitlust mõjustav

toime. Arvatakse, et glükagoon etendab olulist osa organismi kasvuprotsessis, soodustades valkude sünteesi ja rasvade lõhus-tumist.

Lipokaiin moodustub pankrease viimajuhade epiteelis. Struktuurilt kuulub ta polüpeptiidide, funktsioonilt aga lipiidide ainevahetuse katalüsaatorite hulka. Lipokaiini toimel intensiivistub fosfatiidide ainevahetus ja rasvhapete oksüdatsioon maksas. Tema defitsiidi korral täheldatakse maksa rasvdegeneratsiooni.

Tsentropneiin kuulub valkude hulka. Ta stimuleerib hingamis-tsentrumit, suurendades selle erutuvust normaalsest madalama atmosfäärise rõhu juures.

Vagotoniin on nagu eelkirjeldatugi valgusarnane, parasümpaatilise närvisüsteemi talitlust stimuleeriv aine.

3. Paratüreoidnäärmete hormoonid

Paratüreoidnäärmete hormoonide keemilist ehitust praegu veel ei tunta. Seetõttu tuleb nende bioloogilist toimet iseloomus-tavaid näitajaid võtta esialgsete orienteerivate andmetena. Veise näärmeist isoleeritud toimeaine molekulmass on 7000 ± 1500 . Paratüreoidnäärmete hormoonid mõjustavad mitmete fermentide toi-met. Nende juuresolekul inaktiveerub NADPH luukoe rakkudes ja suureneb leeliste fosfataaside aktiivsus. Seoses sellega akti-veerub osteoklastide funktsioon ja tõuseb fosfaatide sisaldus veres.

Järelkult allub paratüreoidnäärmete kaudsele keemilisele regulatsioonile mineraalainete, esijoones kaltsiumi ja fosfori ainevahetus. Seejuures avaldavad hormoonid mõju neerudele, mistõttu suureneb fosforhappe soolade eritumine uriiniga, teisest küljest intensiivistub luukoes paiknevate mukopolüsahhariidide lõhustu-mine, millega seoses tõuseb kaltsiumioonide sisaldus veres. Paratüreoidnäärmete hüperfunktsiooni täheldatakse suhteliselt harva. Sel puhul tõuseb vereseerumi kaltsiumi- (üle 11 mg%) ja fosforisisaldus (üle 3,5 mg%). On võimalik, et negatiivse kalt-siumibilansiga kaasnev osteomalaatsia on põhjustatud paratüreoidnäärmete hüperfunktsioonist, millele järgneb näär-mete talitluslik võimetus. Sel korral mobiliseeritakse luudes kalt-sium ja fosfor ning eritatakse need sooladena rooja ja uriiniga. Paratüreoidnäärmete hüperfunktsiooniga kaasneb neuromuskulaarse erutuvuse suurenemine, mida põhjustab mitte ainult madal vere kaltsiumisisaldus, vaid ka suurenenud kaaliumi ja vähenenud magneesiumi hulk organismis. Paratüreoidnäärmete puudulikku talitlust on mõningal määral võimalik kompenseerida D₂- ja D₃-vitamiiniga.

4. Hüpofüüsi hormoonid

Vaheajuga seostuv kolmest sagarast koosnev hüpofüüs produtseerib, deponeerib ja eritab üheksat praegusel ajal tuntud ning bioloogiliselt iseloomustatud hormooni. Hüpofüüsi ei loeta eluliselt tähtsate näärmete hulka. Kaasaegsete uurimiste valguses on ta kaotanud ka varemini talle omistatud domineeriva osa teiste endokriinnäärmete hulgas.

a) Hüpofüüsi eessagara hormoonid kuuluvad keemiliselt polüpeptiidide või valkude hulka, mille molekulmass ulatub 4500-st kuni 100 000-ni. Somatotropiin (STH), mammotropiin (LTH) ja adrenokortikotropiin (AKTH) ei sisalda süsivesikuid, ülejäänud on glükoproteiidid.

Somatotropiin, somatotroopne hormoon, kasvuhormoon, STH, moodustub eosinofiilsetes rakkudes. Inimese STH koosneb ühest 240 aminohapet sisaldavast peptiidahelast, mille molekulmass on 27 000. Veise STH sisaldab 369 aminohapet, mis moodustavad kaks lahtist peptiidahelat molekulmassiga 46 000. STH mõjustab kaudsel teel kõiki organismi rakke, toimides süsivesikute, valkude ja rasvade ainevahetust katalüüsivatesse fermentidesse.

STH kasvu määrav mõju organismis sõltub looma liigist ja vanusest. Veise STH stimuleerib kasvu rottidel, mitte aga inimestel; ahvi STH mõjustab nii inimese kui ka roti kasvu. STH kasvu reguleeriv funktsioon loomorganismis on tihedalt seotud kilpnäärme ja pankrease (insuliin) endokriinse talitlusega.

Kortikotropiinid, adrenokortikotroopsed hormoonid, AKTH, kuuluvad ehituselt polüpeptiidide hulka. Hormoonide eritumise ulatus sõltub suprarenaalnäärmete koore talitluslikust seisundist. Kui veres langeb koorehormoonide kontsentratsioon, intensiivistub AKTH sekretsioon ja eritumine. AKTH toime organismis on mitmekülgne: ta kiirendab NADP moodustumist, suurendab fosforülaaside aktiivsust, normaliseerib Na^+ ja vee käivet. Perifeerias lõhustub AKTH proteolüütiliste fermentide toimele.

Gonadotropiinid moodustavad kolmest hormoonist koosneva sugunäärmete endokriinset talitlust koordineerivate toimeainete rühma.

Folliikuleid stimuleeriv hormoon, tülakentriin, FSH, on tsütiini sisaldav glükoproteiid, mille molekulmass on 30 600.

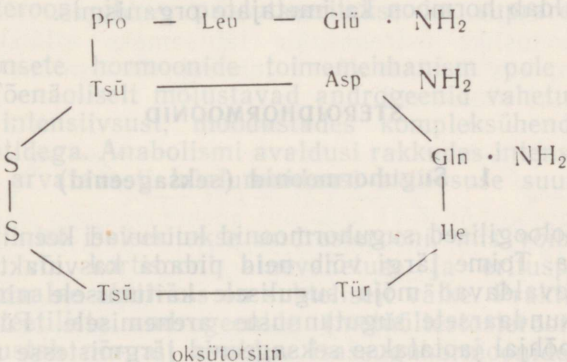
Samasuguse keemilise struktuuriga on ka **luteiniseeriv hormoon** (interstitsiaalrakke stimuleeriv hormoon) LH ehk **metakentriin**. Gonadotropiinidel puudub liigispetsiifilisus, ehkki hormoonide koostis, peamiselt suhe tülakentriin : metakentriin, on igale loomaliigile iseloomulik. Nimetatud hormoonide toimele intensiivistub folliikuleite kasv emasindiviididel ja interstitsiaalrakkude areng ovaarides ning testistes ja sellekaudne nii östrogeensete kui ka androgeensete hormoonide produktsiooni suurenemine. Gonadotropiine sünteesib hüpofüüsi eessagara kõrval koorion.

Luteotropiin, mammotropiin, LTH (prolaktiin), on polüpeptiid molekulmassiga 24 000—32 000. LTH mõjustab üldist ainevahetust, takistab piimanäärmes KoA fermentatiivset lõhustumist ning stimuleerib progesterooni eritumist kollaskehast ja piimanäärmete kasvu.

Türeotropiin, TTH, suurendab jodeeritud türoniinide sekretsiooni kilpnäärmest. Keemiliselt on TTH glükoproteiid molekulmassiga 26 000—30 000. Türeotropiini toimemehhanism avaldub türeoglobuliini lõhustavate fermentide (proteinaasid, karbohidraasid) aktiveerimises, mis põhjustab joodi sisaldavate madala molekulmassiga toimeainete (türoniinide) eritumise suurenemist ja kilpnäärme kolloidi struktuuri muutusi. See omakorda suurendab kilpnäärmes joodi sidumise võimet ja türeoglobuliini sünteesi.

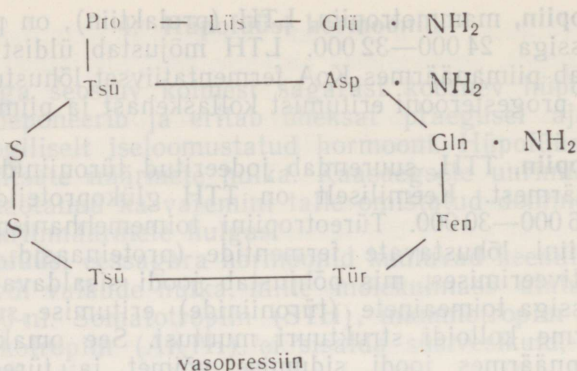
b) Hüpofüüsi tagasagara hormoone tuntakse sünteesi lokaliseerimise järgi ka hüpotaalamuse hormoonide nimetuse all. Üksik-ajalikul on iseloomustatud kahte toimeainet — **oksütotsiini** ja **vasopressiini**.

Oksütotsiin on keemiliselt tsükliline oktapeptiid, mis inaktiveerub veres leiduva spetsiifilise **oksütotsinaasi** ja proteinaaside toimel. Molekuli struktuur on järgmine:



Oksütotsiin põhjustab emaka silelihasekiudude, samuti piimanäärme alveole ümbritsevate müoepiteelirakkude kontraktsiooni. Intravenoossele manustamisele järgneb piima ejektioon juba 20—30 sekundi pärast.

Vasopressiin on tsükliline peptiid, mille struktuur loomaliigiti mõningal määral erineb. Enamiku loomade (ka inimese) vasopressiin on järgmise ehitusega:



Vasopressiini toime on suunatud veresoonte seintes paikneva-tele lihasekiududele, mille kontraktsiooni järel tõuseb vererõhk. Olulist osa etendab vasopressiin vee- ja mineraalainevahetuse regulaatorina. Hormooni puudumise korral suureneb eritatava uriini hulk mitmekordselt.

c) **Hüpofüüsi vahesagara hormoonidest** on seniajani bioloogilist ja keemiliselt küljest iseloomustatud peptiidilise struktuuriga **intermediini** ehk melanotropiini. Hormooni toimel intensiivistub naha pigmentatsioon amfiibidel ja kaladel. Samasuunalist toimet avaldab hormoon ka imetajate organismis.

STEROIDHORMOONID

1. Suguhormoonid (seksageenid)

Kõik bioloogilised suguhormoonid kuuluvad keemiliselt steroidide rühma. Toime järgi võib neid pidada kasvufaktoriteks, mis seejuures avaldavad mõju sugulisele käitumisele ning primaarsete ja sekundaarsete sugutunnuste arenemisele. Füsioloogiliste omaduste põhjal jaotatakse seksageenid järgmistesse rühmadesse:

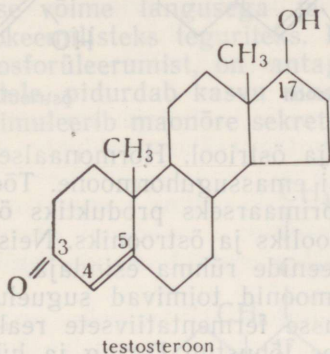
a) **androgeenid** — anaboolsed, antigonadotroopse toimega isassuguhormoonid;

b) **östrogeenid** — östraaltsükli reguleerivad emassuguhormoonid. Keemiliselt iseloomustuvad nad fenoolse hüdroksüül-rühma sisalduse poolest;

c) **gestageenid** — rasedust garanteerivad hormoonid. Keemiliselt iseloomustab neid lühike (C₂) alifaatne ahel C₁₇ juures.

Isassuguhormoonid

Androgeenid moodustuvad nii isas- kui ka emasorganismides — testistes, ovaarides ja suprarenaalnäärmete kooses. Tõeline testiste interstitsiaalsetes rakkudes produtseeritav isassuguhormoon on **testosteroon**, mis osutub ühilaasi kõige aktiivsemaks faktoriks androgeensete hormoonide rühmas. Keemiliselt on testosteroon 3-keto-4,5-dehüdro-17-hüdroksüandrostaan:



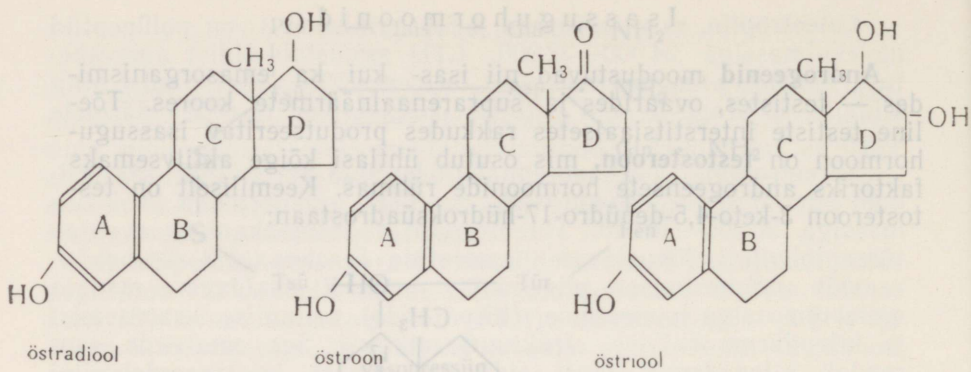
Väiksema aktiivsusega androgeene — androsterooni, 11-hüdroksüandrosterooni jt. — produtseeritakse ka suprarenaalnäärmete kooses.

Androgeensete hormoonide toimemehhanism pole täielikult selgitatud. Tõenäoliselt mõjustavad androgeenid vahetult redoksprotsesside intensiivsust, moodustades kompleksühendeid püridiinkofermentidega. Anabolismi avaldusi rakkudes intensiivistavad androgeenid arvatavasti hüaluronidaasi aktiivsuse suurendamise kaudu.

Veiste uriinist isoleeritakse androsterooni, mis võib olla kas testosterooni või kortisooni ainevahetuse ja eritusproduktiks. Tema hormonaalne aktiivsus on suhteliselt väike. Praktikas kasutatavate sünteetiliste androgeenide (metüültestosteroon jt.) toimet iseloomustab nõrgalt avalduv isassuguhormoonide spetsiifiline efekt, kusjuures domineerib anaboolne, sünteetiline protsess soodustav mõju kudedes.

Emassuguhormoonid

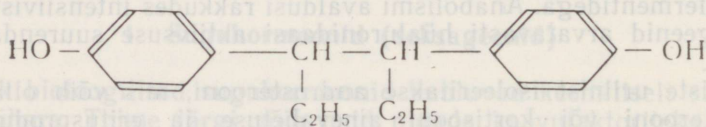
Östrogeenide biosüntees toimub ovaariaalfolliikulites, kuid ka testistes ja tõenäoliselt suprarenaalnäärmetes. Östrogeenide süntees lähtub progesteroonist ning kulgeb NADPH ja hapniku osavõtul. Östrogeensete hormoonide rühma kuuluvad östradiol,



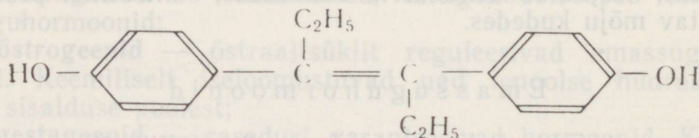
östroon (follikuliin) ja östriool. Hormonaalse aktiivsuse poolest ületab östradiool teisi emassuguhormoone. Tõenäoliselt on östrogeenide biosünteesi primaarseks produktiks östradiool. Organismis muutub see östriooliks ja östrooniks. Neist viimane on kõige enam levinud östrogeenide rühma esindaja.

Östrogeensed hormoonid toimivad suguelundite talitlusse ja organismi ainevahetusse fermentatiivsete reaktsioonide mõjustamise kaudu. Seejuures lõhustub D-ring ja hüdreerub A-ring.

Östrogeenid avaldavad mõju süsivesikute, valkude ja puriinide ainevahetusele, stimuleerivad desoksüribonukleaaside ja osteoblastide talitlust ning võtavad osa trikarboonhappe tsükli toimivate protsesside, esijoones isosidrunhappe dehüdrogeenimise aktiveerimisest. Looduslike östrogeenide tähtsamaks allikaks on tiine mära uriin, kus östroonirühma toimeainete sisaldus tõuseb eriti pärast 5-ndat tiinuskuud.



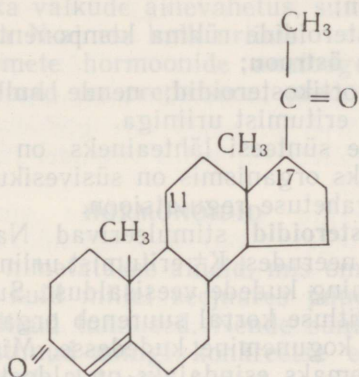
sünöstrool



dietüülstilböstrool

Sünteetiliste östrogeensete preparaatidena tuntakse mitmeid steraanskeleti mittesisaldavaid aineid, nagu sünöstrooli, dietüülstilböstrooli jt.

Progesteron moodustub kolesteriinist ovaarides, platsentas ja suprarenaalnäärmete koos. Tiinusajal on teda leitud rasvkoest. Rohkesti leidub progesterooni tiinuskollaskehas. Tiinusaegne vere analüüs näitab, et sünnituse lähenedes langeb progesteroonisisaldus veres. Samaaegselt väheneb ka östrogeensete hormoonide sekretsioon, mistõttu võib arvata, et kirjeldatud nähud on seotud platsenta inkretoorse võime langusega ja osutuvad sünnitust esilekutsuvateks biokeemilisteks teguriteks. Progesteron soodustab oksüdatiivset fosforüleerumist, on antagonistiks östrogeenidele ja androgeenidele, pidurdab kasvu ning ovulatsiooni, laiendab veresooni ja stimuleerib maonõre sekretsiooni.



progesteron

Sünteetiliste gestageenidena tuntakse 11-dehüdroprogesterooni, 17-metüülprogesterooni, 17-fluorprogesterooni jt. Kõrge bioloogilise aktiivsuse poolest paistab silma viimane, mis ületab progesterooni 2—4-kordselt.

Platsenta hormoonid. Tiines emasorganismis etendab platsenta hormonaalne talitus üldises endokriinses regulatsioonis tähtsat osa. Arvatakse, et tiinusajal täidab platsenta samu ülesandeid, mis mittetiines organismis langevad hüpofüüsi eessagarale, ovaaride ja suprarenaalnäärmete koorele. Platsenta produtseerib östrogeene ja gestageene, mis avaldavad pidurdavat mõju piimäärme sekretsioonile. Pärast sünnitust katkeb platsentas moodustuvate östrogeensete ja gestageensete hormoonide toime, ülekaalus olevaks osutuvad hüpofüüsi eessagara prolaktiin ja somatotropiin, suureneb ka türeotropiini sekretsioon ning algab intensiivne piima teke. Peptiid- ja proteohormoonidest sünteesi-

takse platsentas gonadotropiini, somatotropiini, oksütotsiini ja relaksiini, steroididest östrogeenseid ja androgeenseid hormoone, progesterooni ning suprarenaalnäärmete koorehormoone.

2. Suprarenaalnäärmete koorehormoonid

Suprarenaalnäärmete koorest on seni isoleeritud üle 40 erineva steroidi, millest 34 kuulub pregnaani derivaatide hulka. Koorehormoonid võib toime peamise iseloomu järgi jaotada viide rühma:

a) mineraalkortikosteroidid; tähtsaim esindaja on **aldosteron**;

b) glükokortikosteroidid; esindaja **kortisool**;

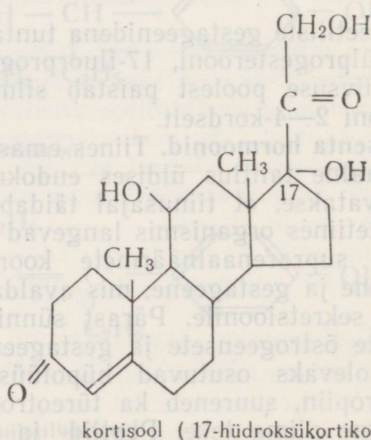
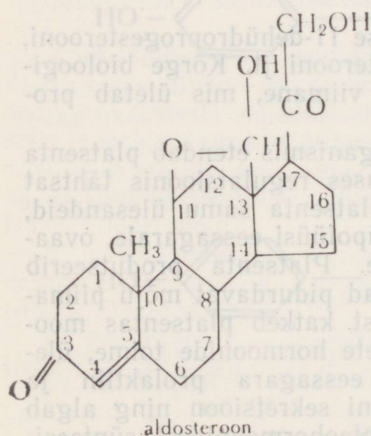
c) androkortikosteroidid; rühma tähtsaim esindaja on **11-hüdroksüandrosteron**;

d) östrokortikosteroidide rühma komponente on vähe uuritud; tuntum esindaja on **östroon**;

e) tundmatud kortikosteroidid; nende hulka kuulub steroid, mis soodustab Na^+ eritumist uriiniga.

Kortikosteroidide sünteesi lähteaineks on kolesteriin. Nende põhiliseks ülesandeks organismis on süsivesikute, valkude ja veening mineraalainevahetuse regulatsioon.

Mineraalkortikosteroidid stimuleerivad Na^+ - ja Cl^- -ioonide tagasiorsorptsiooni neerudes, K^+ eritumist uriiniga, Na^+ ja K^+ jaotumist organismis ning kudede veesisaldust. Suprarenaalnäärmete koore puuduliku talitluse korral suureneb organismist vee ja Na^+ eritumine ning K^+ kogunemine kudedesse. Mineraalkortikosteroidide rühma aktiivsemaks esindajaks on aldosteron.



Glükokortikosteroidide rühma kuuluvad kortisool, kortisoon, hüdrokortisoon ja kortikosteroon.

Glükokortikosteroidide toimel intensiivistub transamiinumine ja glükoneogenees maksas, pidurdub kõrgmolekulaarsete rasvhapete süntees ning inaktiveerub hüaluronidaas. Hormoonide kõrgeenenud aktiivsuse korral väheneb luukoes leeliseste fosfataaside aktiivsus ja osteoblastide talitlus, areneb osteoporoos.

Suprarenaalnäärmete osa loomorganismi ainevahetuses ilmneb kujukalt näärmete ekstirpatsioonile järgnevates nähtudes. Kogu suprarenaalnäärmete koore eemaldamise korral täheldatakse loomal progresseeruvat lihaste nõrkust, mis läheb üle halvatuses, vererõhu langust, kloriidide eritumise suurenemist uriiniga, järsku glükogeenisalduse langust maksas ja glükoosi hulga vähenemist veres. Iseloomulik on organismi suur tundlikkus kaaliumisoolade vastu; juba suhteliselt väikesed kogused toimivad toksiliselt. Häiritud on ka valkude ainevahetus, suureneb jääklämmastikusisaldus veres ja N-ainete hulk uriinis.

Suprarenaalnäärmete hormoonide analooge valmistatakse ka sünteetiliselt. Tuntumad on prednisoon, prednisoloon, fluorkortisoonatsetaat jt.

HORMONOIDID

Hormonoidideks nimetatakse aineid, mis oma toimelt sarnanevad hormoonidega, kuid millel seejuures puuduvad mõned hormoonidele iseloomulikud tunnused. Nende sünteesi lokaliseerimine ei ole sageli piiristunud mingi konkreetse endokriinnäärme, samuti puuduvad nende defitsiidi korral organismis karakterseid sümptomeid. Harva täheldatakse hormonoidide üleproduktiooni. Hormonoidide toime avaldub kiiresti, kuid nad kaotavad ruttu oma aktiivsuse. Hormonoidide hulka kuuluvad ka madalmolekulaarsed, närviimpulssi ülekandvad ja põhiliselt lokaalselt toimivad **neurohormoonid**.

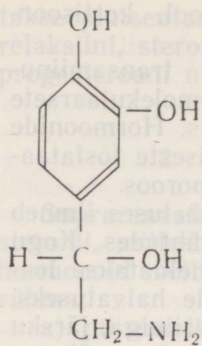
1. Pürokatehiinamiinid

Pürokatehiinamiinid noradrenaliin, adrenaliin ja isopropüül-adrenaliin moodustuvad fermentatiivsel teel türosiinist sümpaatiliste närvidel lõpmets ja suprarenaalnäärmete säsis.

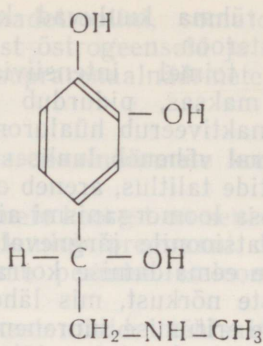
Nimetatud pürokatehiinamiinide füsioloogiline toime organismis pole identne.

Noradrenaliini toimel ahenevad perifeersed veresooned, tõuseb vererõhk ja aeglustub südame talitlus.

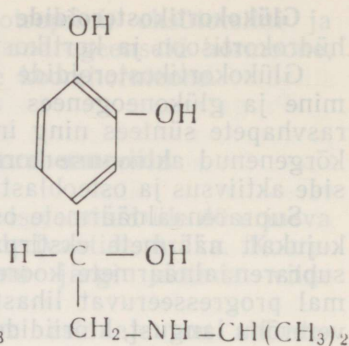
Adrenaliin ahendab veresooni, kiirendab südame kontraktioone ning gaasivahetust ja soojuste produktsiooni. Aktiveerides



D-noradrenaliin



D-adrenaliin



D-isopropüüladrenaliin

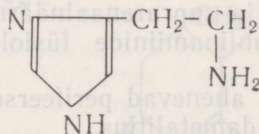
fosforüleerivaid fermente, kiirendab adrenaliin glükogeeni lõhus-
tumist, mille tagajärjel suureneb vere glükoosisisaldus. Ka aval-
dab adrenaliin stimuleerivat mõju valkude, rasvade ja mineraal-
ainete ainevahetusele.

Isopropüüladrenaliin avaldab suurte annuste manustamise
korral erakordselt tugevat veresooni laiendavat efekti, keskmised
annused kiirendavad südamealitlust.

Pürokatehhiinamiinid, nagu nähtub eeltoodud ülevaatest, täi-
davad organismis nii lühiajalise kui ka kestva kontrolli ülesan-
deid organites, mis alluvad sümpaatilisele innervatsioonile. Väl-
jaspool närvirakke lõhustuvad nad suhteliselt kiiresti fermenta-
tiivsel teel.

2. Histamiin

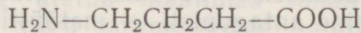
Histamiin võtab osa närviärrituse ülekandmisest kooskõlasta-
tult pürokatehhiinamiinidega ja avaldab reguleerivat mõju orga-
nite verevarustusele. Maos suureneb tema toime vaba HCl hulk.
Histamiini süntees lähtub aminohappest *L*-histidiinist spetsiifilise
fermenti histidiindekarboksülaasi toimele.



histamiin

3. Aminovõihapped

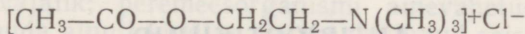
Aminovõihapped, kuuludes neurohormoonide hulka, avaldavad reguleerivat toimet fermentide aktivaatoritena. Tuntuim aminovõihape on γ -aminovõihape. Teda leidub mesilasemapiimas ja imetajate peaaigus, kus ta esineb osaliselt γ -aminobutürüülkoliinina.



γ -aminovõihape

4. Atsüülkoliinid

Atsüülkoliinid moodustavad arvuka neurohormoonide rühma, kuhu peale atsetüülkoliini kui tuntuima neurohormooni kuuluvad butürüülkoliin, propionüülkoliin jt. **Atsetüülkoliini** osa närviimpulsside ülekandmise mehhanismis pole detailselt selgitatud. Arvatakse, et ta etendab mootorsetes närvides ärrituse ülekandja osa. Organismis lõhustub atsetüülkoliin fermendi **koliinesteraasi** toimel kiiresti koliiniks ja atsetaadiks.



atsetüülkoliinkloriid

Peale loetletute kuuluvad hormonoidide hulka adenosiinpolüfosfaadid, seedetrakti hormoonid (gastriin, enterogastriin jt.), hepariin, hirudiin, relaksiin jt.

HORMOONIDE TÄHTSUS LOOMAKASVATUSES JA VETERINAARIAS

Endokrinoloogia saavutuste rakendamine loomakasvatuse praktikasse on seni piirdunud mõnede hormoonipreparaatide kasutamisega peamiselt loomade ja lindude nuumaomaduste parandamiseks. Laialdasemalt on katsetatud östroonirühma hormoone ja nende sünteetilisi analooge, peamiselt stilböstrooli. Nimetatud preparaatide toimemehhanism pole seni leidnud detailsemat iseloomustamist. Karakterne mainitud hormoonide kasutamisel on asjaolu, et nende lisamisel toidule suureneb kaaluüve nii noorematel kui ka vanematel, juba bioloogilise kasvuperioodi ületanud, mitmesse liiki kuuluvatel loomadel.

Suguhormoonide kõrval on loomade kasvukiiruse ja toodangu suurendamiseks rakendatud ka teisi hormonaalse iseloomuga aineid. Praktika seisukohast väärivad tähelepanu türoksiinisar-

naste preparaatide (jodeeritud kaseiin) kasutamise kogemused. Mõningal määral varieeruvate katseandmete hulgas domineerivad tähelepanekud, mille kohaselt jodeeritud kaseiini manustamise korral suureneb noorte sigade juurdekasv ainult intensiivse kasvu perioodil. Lehmadel on joodkaseiini abil osutunud võimalikuks tõsta piimatoodangut laktatsiooni teises faasis. Seni ei ole ennast praktikas õigustanud insuliini kasutamine loomade kasvu ja kaaluibi suurendamiseks. Väheas ulatuses on katsetatud kilpnäärme hormoonide antagonistide — metüültiouratsiili rakendamist loomade nuumaomaduste parandamiseks. Loomade sisesekretoorsetesse funktsioonidesse puutuvatest võtetest leiab praktiliselt laialdasemat kasutamist kastreerimine. Selle üldtuntud menetluse eesmärgiks on ainevahetuse aeglustamine nuumloomadel ja tarbeloomade iseloomu mõjustamine nende hõlpsamaks kasutamiseks tööl. Varemadel aegadel soovitatud tiinuse hormonaalne diagnoosimine on praegu asendatud kiirema ja täpsema manuaalse uurimisega.

Hormoonide rakendamine veterinaarias on seni piirdunud peamiselt östrogeensete preparaatidega mitmesuguste sigimishäirete või poegimisjärgsete haiguste ravimisel. Väheas määral kasutatakse hüpofüüsi ja teiste endokriinorganite ekstrakte või vastavaid preparaate.

ANTIBIOOTIKUMID

Antibioosiks nimetatakse spetsiifilist võimet, mis avaldub mikroorganismide ainevahetuses produtseeritud ühendite kasvu ja arenemist pidurdavas toimes teiste mikroorganismide suhtes. Looduslikke aineid, mis takistavad mikroobide elutegevust, nende arenemist ja paljunemist, nimetatakse **antibiootikumideks**.

Keemiliste ühenditena kuuluvad antibiootikumid erinevatesse rühmadesse. Tavaliselt on nad madalmolekulaarsed, erineva struktuuri ja erinevate füüsikalise-keemiliste omadustega ühendid. Suurt osa antibiootikume tuntakse keemilisest küljest, kuid selle alusel ei ole nende süstematiseerimine praegusel ajal veel võimalik. Antibiootilisi aineid produtseerivad taimsed mikroorganismid: hallitused, pärmid ja bakterid, kuid ka teised loom- ja taimorganismid. Antibioos seisneb tõenäoliselt mikroobide fermendisüsteemide paralüüsimises antibiootiliste ainete poolt. Selle toimemehhanismi üksikküsimustes puudub veel selgus.

Antibiootikumide uurimine algab seoses A. Flemingi avastustega (1929), kes konstateeris, et hallitusseentega saastunud *Staphylococcus aureus*'e kultuuril tekkisid hallitusseente ümber selgelt märgatavad ringikujulised tühikud, kus kolooniad ei kasvanud. Tuleb märkida, et enne mainitud avastust, juba möödunud sajandil, tundsid L. Pasteur ja I. I. Metšnikov mikroobide antagonistlikke omadusi ning tegid selles teaduse valdkonnas

esimesi tähelepanekuid ja järeldusi. Antibiootiliste ainete üksikasjalikum uurimine ja rakendamine praktikas algab 1939.—1940. aastast. Praegusel ajal tuntakse üle tuhande antibiootilise toimega ühendi, kuid ainult mõnikümmed nendest on leidnud rakendamist meditsiini praktikas. Veel väiksem on loomakasvatuse kasutatavate antibiootikumide hulk.

Paljusid antibiootikume toodetakse tööstuslikult; antibiootikumide aastatoodang ulatub maailmas tuhandetesse tonnidesse. Neid rakendatakse väga mitmesuguste haiguste, nagu tuberkuloosi, katku, kõhutüüfuse, meningiidi, kopsupõletiku jne. ravimiseks.

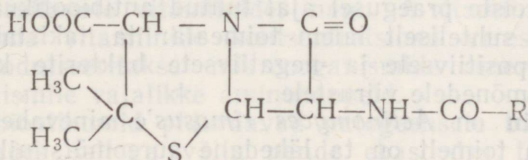
Antibiootikumide iseloomustab kõrge spetsiifiline aktiivsus: nad avaldavad toimet juba väga suurtes lahjendustes (1 : 80 000—1 : 800 000 000). Seejuures on iseloomulik, et antibiootikumide toksiline toime inimestel ja loomadel avaldub väga nõrgalt või pole üldse märgatav.

Kõrgemates taimedes produtseeritavaid antibiootilisi aineid tuntakse **fütontsiidide** nimetuse all. Rohkesti leidub neid sibulas, küüslaugus, samblikes, kuid ka teistes taimedes, seega saab loom toiduga mitmeid looduslikke antibiootikume.

Suu kaudu manustatud antibiootikumid mõjustavad esmajärjekorras seedetrakti mikrofloora arenemist. Seedetrakti mikrofloora on loomale vajalik; peremeesorganismi ainevahetus võib normaalselt toimuda ainult kindlas, tasakaalustunud seisundis mikrofloora ainevahetusega. Iga välisfaktor, mis toimib mikrofloora arengusse seedetraktis, avaldab selle kaudu mõju ka organismile tervikuna. Soodustades antibiootikumidega kasulike mikroobide arengut, on võimalik positiivselt mõjustada noorte loomade kasvu. Loomakasvatuses rakendatakse antibiootikumidest vähe-seid, peamiselt penitsilliini, streptomütsiini, aureomütsiini, terramütsiini jt.

Penitsilliin, tuntuim antibiootikum, on hallitusseente perekondade *Penicillium*'i ja *Aspergillus*'e ainevahetusprodukt. Praegu tuntakse kuut erinevat penitsilliini liiki, millest tähtsaim on penitsilliin G ehk bensüülpenitsilliin. See on vees raskesti lahustuv kollakasvalge pulber, mis laguneb kergesti hapetes, leelistes ja alkoholis ning lõhustub maonõre toimel. Antibiootilist toimet avaldab penitsilliin enamikusse graampositiivsetesse kokkidesse ja graamnegatiivsetesse diplokokkidesse.

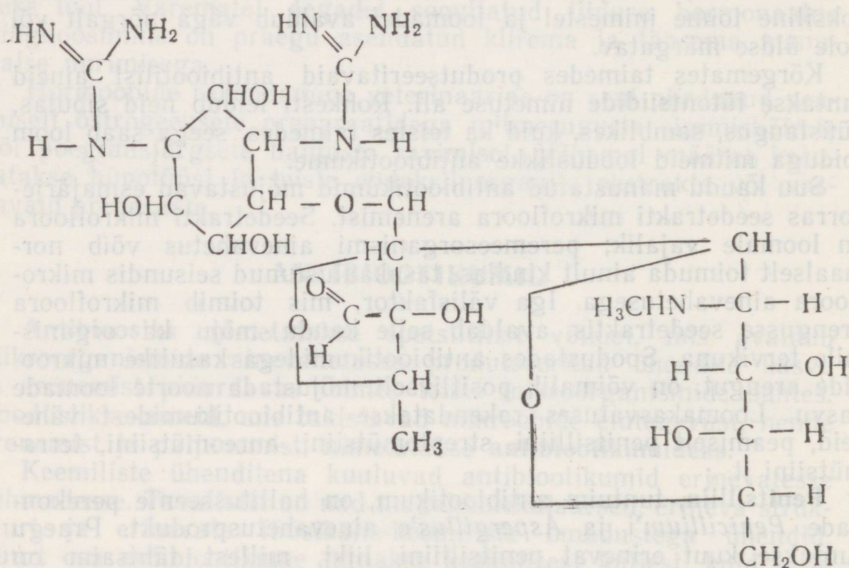
Penitsilliini valem on järgmine:



penitsilliin

Penitsilliini eri liigid erinevad üksteisest radikaali (R) koostise poolest.

Streptomütsiini produtseerib kiirikseen *Actinomyces globisporus streptomycini*. Koostiselt on streptomütsiin ebaühtlane aine, sisaldades vähemalt kolme üksteisega sarnanevat koostisosa. Meditsiiniliseks otstarbeks lastakse välja streptomütsiinsulfaati ning -hüdrokloriidi ja klooralksiumkompleksi. Seede-trakti nõred ei lõhusta streptomütsiini, kuid sellest hoolimata resorbeerub ta halvasti. Seetõttu rakendatakse streptomütsiini tavaliselt parenteraalselt. Streptomütsiin toimib antibiootikumina nii graampositiivsetesse kui ka -negatiivsetesse, samuti happeresistentsetesse mikroobidesse ja aeglustab vere koagulatsiooni.

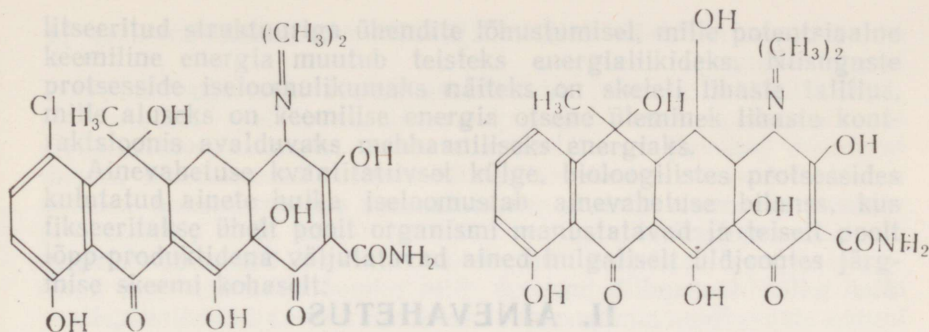


streptomütsiin

Aureomütsiin (biomütsiin) on kuldkollane kristalne aine. Teda produtseerib metsamuldades elav *Actinomyces aureofaciens*. Loomorganismile on aureomütsiin vähe toksiline; ta resorbeerub maost ja sooletraktist ning eritub neerude kaudu.

Võrreldes teiste praegusel ajal tuntud antibiootikumidega, on aureomütsiinil suhteliselt laiem toimeala: ta takistab peaaegu kõikide graampositiivsete ja -negatiivsete bakterite kasvu ning avaldab mõju mõnede viirustele.

Terramütsiin on *Actinomyces rimosus*'e ainevahetusprodukt. Struktuurilt ja toimelt on ta lähedane aureomütsiinile ja tetra-sükliinile.



terramütsiin

aureomütsiin (biomütsiin)

Terramütsiini soolad lahustuvad hästi vees; kuivalt säilivad nad kuni aasta jooksul. Seedekanali fermendid terramütsiini ei lõhusta, mistõttu teda võib manustada suu kaudu. Bakterivastase toime spektrilt on terramütsiin lähedane aureomütsiinile.

Antibiootikumide kui kasvu stimuleerivate ainete toimemehhanism ei ole seni üksikasjades selgitatud. Mõnelt poolt põhjendatakse antibiootikumide soodsat toimet noorte loomade kasvasse sellega, et nad ebasoodsate elutingimuste puhul kaitsevad loomi seedetrakti jt. haiguste vastu.

Peale kasvu stimuleerimise rakendatakse antibiootikume laialdaselt nii veterinaarias kui ka humaanmeditsiinis infektsioonihai-guste raviks.

Resümeerides paljude uurimiste tulemusi selle kohta, mis laadi on antibiootikumide toime noorloomade kasvasse, võib välja tõsta järgmised seisukohad:

1. Antibiootikumid soodustavad kasvufaktoreid produtseerivate mikroorganismide arenemist seedetraktis.

2. Antibiootikumid takistavad peremeesorganismile kasutute mikroorganismide paljunemist ja arenemist. Seetõttu on kasuliku mikrofloora arenemine soodustatud ja suureneb nende poolt produtseeritavate toimeainete hulk. Suureneb ka mikroorganismide poolt sünteesitavate vitamiinide, nagu A-vitamiini, karotiinide ning B-rühma vitamiinide kontsentratsioon veres ja kudedes. Samuti produtseeritakse mikroorganismide ainevahetuses mitmeid organismile vajalikke aminohappeid.

3. Antibiootikumid pidurdavad patogeensete bakterite arenemist, lülitades sellega välja nende ebasoodsa toime organis-misse.

II. AINEVAHETUS

Elu põhiliseks tunnuseks on ainevahetus. Loomorganism sünnib, kasvab ja areneb kudedes pidevalt toimuva ainevahetuse varal ning sureb selle katkemisel.

«Elu on valkkehade eksisteerimise viis ja see eksisteerimise viis seisab oma olemuselt nende kehade keemiliste koostusosade alatises endauuendamises. ... Sellest hetkest alates, millal valkkehaskasv lakkab, see koostusosade pidev muutumine, see toitumise ja eritamise lakkamatu vaheldus, sellest hetkest alates lakkab valkkeha ise olemast, ta laguneb, s. o. sureb.» See Fr. Engelsi poolt formuleeritud elu definitsioon rõhutab, et elutut materiat eraldab elusast üks üldine omapärane — ainevahetus, mis kujutab endast biokeemiliste protsesside komplitseeritud ahelat. Ainevahetus hõlmab ühelt poolt organismi ja väliskeskkonna vahelisi suhteid, materiaalselt seost organismi ja teda ümbritseva looduse vahel, kuid teiselt poolt ka ainete muutumise keerukaid protsesse kudedes ning nende protsesside tulemusena tekkivate ainete (ainevahetuse lõpp-produktide) eemaldamist organismist.

Ainevahetuse resultaadina säilitab elus protoplasma oma normaalse keemilise koostise ja struktuuri ning võime nende pidevaks uuendamiseks. Ainevahetus on kõigis eluprotsessides vajaliku energia allikaks, temast lähtuvad ja sõltuvad elusa organismi põhilised bioloogilised funktsioonid — ärritatus, kontraktiilsus, liikumine, kasv jne.

Töötades või sünteesides aineid kasvuks ning sekreetide ja soojuse produtseerimiseks, kulutab loomorganism energiat. See pärineb orgaaniliste ühendite, esijoones süsivesikute ja rasvade oksüdatsioonist. Kõikide elusorganismis toimuvate energeetiliste protsesside aluseks on M. V. Lomonossovi poolt avastatud aine massi jäävuse seadus, mille kohaselt looduses, kaasa arvatud ka loomorganismid, toimub vaid energia pidev ümberjaotumine. Energiavaru suurenemisega ühes süsteemis kaasneb selle vähenemine teises, esimesega seoses olevas süsteemis. Seejuures võib üks energia vorm üle minna teiseks — keemiline energia soojuseks, soojus mehhaaniliseks energiaks jne. Seda laadi energia vormi ja paigutuse muutused loomorganismis baseeruvad komp-

litseeritud struktuuriga ühendite lõhustumisel, mille potentsiaalne keemiline energia muutub teisteks energialiikideks. Niisuguste protsesside iseloomulikumaks näiteks on skeleti lihaste talitlus, mille aluseks on keemilise energia otsene üleminek lihaste kontraktsoonis avalduvaks mehhaaniliseks energiaks.

Ainevahetuse kvantitatiivset külge, bioloogilistes protsessides kulutatud ainete hulka iseloomustab ainevahetuse bilanss, kus fikseeritakse ühelt poolt organismi manustatavad ja teiselt poolt lõpp-produktidena väljutatavad ained hulgaliselt üldjoontes järgmise skeemi kohaselt:

Sissetulek
(Toitained)

Süsivesikud
Valgud
Rasvad
Anorgaanilised ained
Vitamiinid
Hapnik

Väljaminek
(Eritus)

CO₂
H₂O
Ainevahetusproduktid
uriinis ja roojas
(karbamiid jt.)
Anorgaanilised ained

Uute meetodite kasutusele võtmisega organismis toimivate biokeemiliste protsesside uurimiseks, eriti käesoleval sajandil, on avastatud rohkesti olulisi ainevahetuse seaduspärasusi. Loomorganismi koostise kuuluvate ainete tekkimise ja lagunemise kohta kogutud faktilise materjali hulk ja mitmete probleemide teoreetiline läbitöötamine võimaldavad praegusel ajal rääkida ainevahetuse mõjustamisest soovitavas suunas teaduslikul alusel.

Igale loomaliigile on omane iseloomulik ainevahetuse tüüp, mille iseärasused sõltuvad looma pärilikest omadustest ja elutingimustest: kliimast, toitumisest, vanusest, tõust jne. Elutingimuste muutumisega seoses muutub ka looma ainevahetus. Nimeetatud printsibi kehtivus loomorganismide kohta resulteerub I. P. Pavlovi klassikalistest katsetest. Ainevahetuse varjatud protsesside allumist närvisüsteemi kõrgemate osade, sealhulgas ajukoore koordineerivale ja juhtivale talitlusele osutus võimalikuks konstateerida I. P. Pavlovi ja tema kaastööliste ning õpilaste poolt väljatöötatud originaalse meetodika abil. Ainevahetuse komplitseeritud reguleerivate mehhanismide selgitamine avab väljavaated elu põhiliste protsesside suunavaks mõjustamiseks inimese poolt. Seejuures tuleb arvestada, et kõrgemate reguleerivate mehhanismide toime ainevahetusse ei realiseeru sageli otseselt, vaid endokriinse süsteemi kaudu. Tõenäoliselt tekkis loomorganismide evolutsiooni käigus järjekorras esimesena keemiline regulatsioon, mis hiljem allutati tekkelt uuematele ja kvalifitseeritumatele reguleerivatele seadmetele, sealhulgas suuraju koorele.

Ainevahetus kui keskne eluavaldus väljendub kahe vastand-

liku protsessi — assimilatsiooni ja dissimilatsiooni ühtsuses ja kooskõlastatuses.

Assimilatsioon on välismaailmast loomorganismi vastuvõetud ainete omastamine. Normaalseks elutegevuseks vajab organism pidevalt hapnikku, vett, valke, rasvu, süsivesikuid jt. aineid. Toitainete koostisosadest sünteesitud kehaomaseid aineid rakendatakse uute kudede ülesehitamisel või vananenud koeelementide asendamisel.

Dissimilatsioon kulgeb paralleelselt assimilatsiooniga, olles sellele vastandlik protsess. Siin toimub keha koostisse kuuluvate ainete lõustumine madalmolekulaarseteks ühenditeks, kusjuures vabaneb energia. See eraldub soojusena või muundub teisteks energialiikideks, kusjuures osa energiast kasutatakse assimilatsiooniprotsessides uute ainete sünteesil. Lõpp-produktidena eritatakse välismaailma ainevahetuse energiavabad või vähese energiasaldusega jäägid.

Kasvavas organismis on assimilatsioon dissimilatsiooniga võrreldes ülekaalus. Selle arvel koguneb kehasse aineid ja see avaldub organismi kasvus. Täiskasvanud organismi iseloomustab sünteesi- ja lagunemisprotsesside tasakaalu seisund. Seejuures nihutab igasugune organismi tegevuse intensiivistumine — suurenenud liikumine, produktsiooni tõus — ainevahetust dissimilatsiooniprotsesside suurenemise suunas. Niisuguses olukorras on tasakaalu saavutamiseks organismis ainete ja energia sissetuleku ja väljamineku suhtes vaja tugevdada assimilatsiooniprotsesse esijoonel toitainete juurdevoolu suurendamise teel. Näiteks suureneb hobusel põhiainevahetus raske töö puhul ligi kahekordselt, võrreldes kerge töö puhuse energiakulutusega. Lakteerivate lamaste ainevahetuse tase ületab mittelakteerivate oma keskmiselt 30% võrra.

Dissimilatsiooni ülekaal assimilatsiooni suhtes põhjustab esialgu organismi kõhnumist; ainevahetuse tasakaalu pikemaajalise rikkumisega kaasneb elutähtsate koefalkude lagunemine, mis võib olla looma hukkumise põhjuseks.

Nimetatud kahe, organismis üheaegselt toimuva protsessi suhtelises vastandlikkuses kajastub organismi ja teda ümbritseva keskkonna ühtsus; nende protsesside kaudu garanteeritakse organismi arenemine, kasv, keha koostisosade pidev uuenedmine ja kõik teised eluavaldused.

Ainevahetuse võib tinglikult jaotada järgmisteks etappideks:

- 1) seedimine kui ainevahetust ettevalmistav etapp;
- 2) vahe- ehk intermediaarne ainevahetus;
- 3) jääkproduktide eritamine.

SEEDE- JA RESORPTSIOONIKEEMIA

Seedimiseks nimetatakse seedetraktis toimuvaid mehhaanilisi ja keemilisi protsesse, mille tagajärjel toitained lõhustuvad madalmolekulaarseteks resorbeeruvateks (verre ja lümfi üleminevateks) ühenditeks. Evolutsiooniliselt erinevalt arenenud organismidel — üherakulistest kuni inimeseni — võib fermentatiivsetes protsessides, mille kaudu toitained muudetakse kudedes omastatavaks, konstateerida teatavat sarnasust. Seejuures on aga nimetatud fermentide moodustumise ja toimimise regioonid ning neid protsesse juhtivad regulatoorsed mehhanismid omavahel erinevad. Madalamaid organisme iseloomustab rakusisene seedimine, kusjuures seedefermendid lõhustavad toitained rakkude sees. Kõrgematel organismidel on seedeprotsessideks kohanenud spetsiaalne organite süsteem — seedetrakt, kuhu suunatakse fermente sisaldavad seedenõred ja kus toimub toitainete hüdrofüüsilise lõhustumine. Viimast nimetatakse rakuväliseks seedimiseks. Toitained, õigemini nende imendumisvõimelised laguproduktid, pääsevad siin rakkudeni pärast resorbeerumist vere või lümfi kaudu. Seedekanali sein kujutab endast füüsikalise-keemilises mõttes semipermeaabli (poolläbilaskvat) membraani, millest läbi pääsevad suhteliselt väikesed aineosakesed. Toitainetest võivad ainult vähesed (glükoos, vitamiinid, lahustuvad mineraalsoolad) imenduda eelneva töötlemiseta seedetraktis, enamiku mittelahustuvate või suuremolekuliliste ühendite puhul osutub see aga vajalikuks.

Seedekanalisis toimuvad keemilised ja mehhaanilised protsessid alluvad neurohormonaalsele regulatsioonile. Viimaste, samuti seedeprotsessidega seoses olevate ekskretoorsete, sekretoorsete ja inkretoorsete seedeorganite talitluse uurimine kuulub seedefüsioloogia valdkonda. Seedimise keemia käsitleb:

1) loomsete seedenõrede ja neis leiduvate fermentide toimet toidu koostisosadesse;

2) seedetraktis elavate mikroorganismide poolt produtseeritud fermentide osa toiduainete lõhustamisel;

3) toidus (eriti värsketes taimsetes toiduainetes) leiduvate fermentide keemilist toimet seedetraktis.

Toidu keemiline töötlemine seedeorganites on astmeline protsess. See algab suuõõnes sülje fermentide kaastegevusel ning jätkub maos ja peensooles, kusjuures järk-järgult lisanduvad uued seedeprotsessi süvendavad toimeained. Seedekanali limaskest sisaldab rohkesti seedenõresid ja fermente produtseerivaid näärmeid; samalaadseid ülesandeid täidavad ka mõned näärmelised organid: süljenäärmed, pankreas ja maks.

1. Sülj

Süljenäärmete sekreedi peamiseks ülesandeks põllumajandusloomadel on toidu niisutamine, neelatavaks muutmine ja suu limaskestas kaitsmine vigastuste vastu. Suuseede fermentatiivne osatähtsus on loomadel üldiselt väike. Tähtsama süljes leiduva fermendi — amülaasi — aktiivsus on näiteks seal umbes 100 korda ja hobusel 1400 korda väiksem, võrreldes inimesega. Nime-tamisväärsel osa ei etenda sülje ferendid ka mäletsejaliste ja lindude seedes.

Sülj sisaldab umbes 99% vett. Orgaanilistest koostisosadest leidub süljes liitvalku mutsiini, jälgedena seerumialbumiini ja -globuliini, karbamiidi ja teisi ainevahetusprodukte. Anorgaanilistest sülje komponentidest on tähtsamad K, Na, Ca, Mg ja Fe soolad (kloriidid, vesinikkarbonaadid, fosfaadid, sulfaadid ja tiotsüanaadid).

Sülje leelise reaktsioon, mis iseloomulikult avaldub mäletsejalistel, on põhjustatud rohkest vesinikkarbonaatide sisaldusest. See on suure tähtsusega, arvestades asjaolu, et mäletsejalistel tekib esmagude bakteriaalse seedimise protsessides rohkesti orgaanilisi happeid (äädik-, propioon- ja võihape), mis neutraliseeritakse sülje leelismetallide sooladega.

Elloetletud ülesannete kõrval väärib märkimist sülje ekskreetorne funktsioon. Nii kaasneb vere naatriumkloriidisisalduse suurenemisega kloriidide eritumine süljes, kus NaCl hulk võib ületada tavalist sisaldust kuni kümnekordselt. Samuti eritatakse süljenäärmete kaudu joodi-, elavhõbeda- ja pliiühendeid ning mõningaid alkaloide. Koertel etendab sülje eritamine olulist osa termoregulatsioonist.

Sülje hulk on hobusel 40—50, veisel 60—80, lambal 6—10 ja koeral umbes 3 liitrit ööpäevas, kusjuures nii sülje kogus kui ka keemiline koostis sõltub toidu omadustest ja koostisest. Enamikul koduloomadel on sülje pH 7,2—7,8, mäletsejalistel 8,2—8,5. Sülje tihedus on 1,002—1,010 (SI süsteemis 1002—1010 kg/m³).

2. Maonõre

Mao fundusenäärmetes produtseeritav värvuseta, nõrgalt hägune, lõhnata, mutsiinisisalduse tõttu viskoosne nõre sisaldab umbes 0,5% kuivainet ja 99,5% vett. Seedenõrede hulgas iseloomustab teda kõrge happesus, mida põhjustab peamiselt HCl-sisaldus. HCl esineb maonõres nii seotult kui ka vaba soolhappena, mille hulk koduloomadel on järgmine:

Looma liik	HCl%	Looma liik	HCl%
Hobune	0,1—0,3	Siga	0,3—0,4
Veis	0,1—0,25	Koer	0,5—0,6
Lammas	0,1—0,15	Linnud	0,1—0,3

Puhta maonõre pH on koeral 1,5—2,0, veisel 2,2—3,1, hobusel 1,2—3,1, lindudel 3,8. Maonõre happesust määratakse tiitrimisega 0,1N naatriumhüdroksiidilahusega, kasutades indikaatoritena metüülpunast ja fenoolftaleiini, mis võimaldab üheaegselt kindlaks teha nii vaba kui ka seotud happesuse. Inimese maonõre normaalsele vaba HCl sisaldusele (0,4—0,5%) vastab tiitritav happesus 110—135, kusjuures üldhappesuse suurus on 125—165. Viimase hulka on arvestatud ka happelistest fosfaatidest ja piimhappest põhjustatud happesus. Sageli ületab puhta maonõre vaba HCl sisaldus pepsiini optimaalseks toimeks vajalikku happesust (pH 1,5—2). Siinjuures tuleb arvestada, et pepsiini fermentatiivne tegevus ei toimu puhtas maonõres, vaid pärast selle segunemist toidumassidega, mis happesust märgatavalt vähendab.

Soolhappe ülesandeks maonõres on:

- a) aktiveerida pepsinogeeni üleminekut pepsiiniks; luua pepsiini toimeks optimaalne pH;
- b) soodustada valkude pundumist, mis võimaldab nende kiiremat ja põhjalikumat lõhustumist pepsiini toimel;
- c) takistada mikroorganismide arenemist.

Maonõre kuivaine orgaaniline osa sisaldab mitmeid valke (mutsiin, seerumialbumiinid ja -globuliinid), fermente aminohappeid ja vitamiine. Maoseede seisukohast etendavad tähtsamat osa järgmised ferendidid.

Pepsiin on tähtsaim ferment, mida leidub kõikide selgroogsete maonõres. Katalüüsib valkude lõhustumist. Pepsiin avastati 1836. a. ja isoleeriti kristalsena 1930. a. J. H. Northropi poolt. Ta moodustub fundusenäärmete pearakkudes inaktiivse profermendi pepsinogeenina. Soolhappe juuresolekul ta aktiveerub (arvatavasti vabaneb polüpeptiidsest inhibiitorist) ja muutub enamikku valke (välja arvatud keratiinid, mutsiinid ja mukoidid) hüdrolüüsivaks pepsiiniks. Happelises keskkonnas iseloomustab pepsiini kõrge katalüütiline aktiivsus. Tema toimel lõhustuvad valgu molekulid üle peptonide ja teiste hüdrolüüsi vaheproduktide osaliselt kuni aminohapeteni.

Katepsiin on teine tähtsam maonõre proteinaas, kusjuures ta toimib enamikusse valkudesse pH 4,0—5,0 piirides. Selle peamiselt noorloomade maonõres esineva fermenti toimel lõhustub valk peptiidideni. Täiskasvanud loomade maos on katepsiin väheaktiivne.

Laapferment (kümosiin, renniin) koaguleerib nõrgalt happelises keskkonnas piimavalku (pH 5,0—5,5) kaseinogeeni. Vajalikuks tingimuseks seejuures on kaltsiumisoolade juuresolek; moodustuv kalgend — kaseiin (Ca-kaseinaat) — allutatakse teiste fermentide toimele. Arvatakse, et kümosiin hüdrolüüsib kaseinogeeni mitselli katva valkkihi, mille tagajärjel siit eraldub polüpeptiid ja tekib kalgend, mis püsib mao fermentide mõju- piirkonnas suhteliselt pikka aega. Täiskasvanud loomadadel võib

pepsiin laapfermenti asendada, kuid ta spetsiifiline aktiivsus on suhteliselt väiksem.

Mao lipaas on ainuke rasvu hüdrolüüsivate fermentide rühma esindaja maonõres. Ta on täiskasvanuil väikese aktiivsusega; lõhustab rasvu glütseriiniks ja rasvhapeteks.

Olulist osa rasvade seedes etendab mao lipaas piimaga toitvatel noorloomadel, sest ta toimib suhteliselt hästi emulgeerunud piimarasvasse. Toime maksimaalne aktiivsus on eri loomaliikidel erineva pH juures: hobusel 8,5, seal 7,9, koeral 6,3 jne.

Amülaas on maonõres väikese aktiivsusega ferment, mis etendab nimetamisväärset osa tähtsuse hüdrolüüsil ainult sigadel.

Peale loetletud toimeainete produtseerib mao limaskest spetsiifilist valku hemopoetiini, mis «sisemise faktorina» (*intrinsic factor*) võtab osa B₁₂-vitamiini resorptsioonist. Selle teguri puudumise korral pidurdub B₁₂-vitamiini imendumine (inimesel pernitsioosse aneemia puhul).

Maonõre ööpäevane hulk on hobusel 10—30, lambal kuni 4 ja seal 1—7 liitrit.

3. Seedimine peensooles

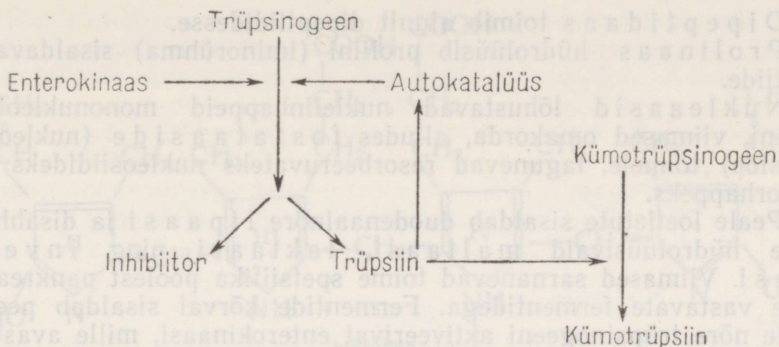
Maost suubub küümus seedeprotsesside seisukohast kõige tähtsamasse regiooni — peensoolde. Siin toimub toitainete edasine lõhustumine ja laguproduktide imendumine. Seedetrakti ülemistes osades osaliselt fermenteerunud (või ka lõhustumata) toidu koostisosadele avaldavad peensooles toimuvates seedeprotsessides mõju pankrease ja peensoole nõre ning sapp.

Pankrease nõre etendab peensooleseedes kõige olulist osa. Ta toimib kõikidesse toidu koostisosadesse ning tema osavõtul hüdrolüüsitakse 60—80% toidu valkudest, süsivesikutest ja rasvadest. Pankrease nõre on nõrga leelise reaktsiooniga (pH hobusel 7,3—7,6, veisel umbes 8,0) ja maonõrega võrreldes kuivainerikkam (umbes 10% kuivainet). Tema ööpäevane hulk on veisel 3—4, seal 8 ja koeral 0,2—0,3 liitrit.

Tähtsamateks koostisosadeks pankrease nõres on fermentid trüpsiin, kumotrüpsiin, elastaas, karboksüpolüpeptidaas, dipeptidaas, lipaas, amülaas, maltaas, laktaas ja invertaas.

Pankrease sekretsiooni mõjustab maost küümussega peensoolde sattunud soolhape. Ta aktiveerib peensoole seinas produtseeritava prosekretiini sekretiiniks; viimane avaldab pankreasesse stimuleerivat toimet, suurendades sekretsiooni. Analoozilist mõju avaldavad toidus leiduvad rasvad ja nende hüdrolüüsi produktid.

Pankrease proteinaasidest on tähtsamad trüpsiin ja kumotrüpsiin. Mõlemad produtseeritakse ja juhitakse kaksteistsõrmiksoolde inaktiivsete profermentidena — trüpsinogeenina ja kumotrüpsinogeenina. Trüpsinogeen aktiveeritakse



Joonis 18. Trüpsinogeeni ja kümotrüpsinogeeni aktiveerumine.

peensooles leiduva enterokinaasi poolt, trüpsiin omakorda katalüüsib kümotrüpsinogeeni muutumist kümotrüpsiiniks. On kindlaks tehtud, et ka trüpsiin ise võib katalüüsida trüpsinogeeni aktiveerimist (joonis 18).

Trüpsiini valku lõhustav toime on pepsiiniga võrreldes kiirem ja põhjalikum. Tema juuresolekul laguneb valgu molekul polüpeptiidideni ja osaliselt aminohapeteni. Kümotrüpsiin on eelmisega võrreldes vähem aktiivne, ta hüdrolüüsib valke ja pepsiini ning trüpsiini seede laguprodukte polüpeptiidide ja aminohapeteni. Karboksüpolüpeptidaasid ja dipeptidaasid lõhustavad peptiidahelaid; neist esimene toimib ainult ahela COOH-rühma-poolsesse osasse. Hüdrolüüsi lõpp-produktideks on mõlemal juhul aminohapped. Elastaas on kompleksferment, mis lõhustab elastiini, kollageeni ja lipoproteiide.

Pankrease lipaas on tähtsaim rasvade seede katalüsaator peensooles. Ta hüdrolüüsib mitmesuguseid estreid glütseriiniks ja rasvhapeteks, kusjuures sapphapete juuresolek rasva emulgeeriva ja lipaasi aktiveeriva toime kaudu protsessi aktiveerivad. Samasuunalist mõju avaldavad ka tsüstiin ja kaltsiumi soolad. Toime optimum on pH 8,0 piirkonnas.

Süivesikuid lõhustavatest fermentidest on pankrease nõres olulisem amülaas (diastaas), mis hüdrolüüsib tärglist, glükogeeni ja dekstriini kuni maltoosi moodustumiseni. Fermenti aktiveerib sapi juuresolek. Maltaas, laktaas ja invertaas hüdrolüüsivad vastavalt linnase-, piima- ja peedisuhkrut monosahhariidideks.

Duodenaalnõre moodustub peensoole limaskesta näärmetes. Ta sisaldab aminopolüpeptidaasi, dipeptidaasi, prolinaasi ja nukleaase.

Aminopolüpeptidaas lõhustab polüpeptiidahelaid vaba NH_2 -rühma sisaldava aminohappe poolsest küljest.

Dipeptidaas toimib ainult dipeptiididesse.

Prolinaas hüdrolüüsib proliini (iminorühma) sisaldavaid peptiide.

Nukleaaasid lõhustavad nukleiinhappeid mononukleotiidideni, viimased omakorda, alludes fosfaataaside (nukleotidaaside) toimele, lagunevad resorbeeruvateks nukleosiidideks ja fosforhappeks.

Peale loetletute sisaldab duodenaalnõre lipaasi ja disahhariide hüdrolüüsivaid maltaasi, laktaasi ning invertaasi. Viimased sarnanevad toime spetsiifika poolest pankrease nõre vastavate fermentidega. Fermentide kõrval sisaldab peensoole nõre trüpsinogeeni aktiveerivat enterokinaasi, mille avastasid I. P. Pavlov ja N. P. Sepovalnikov 1889. a.

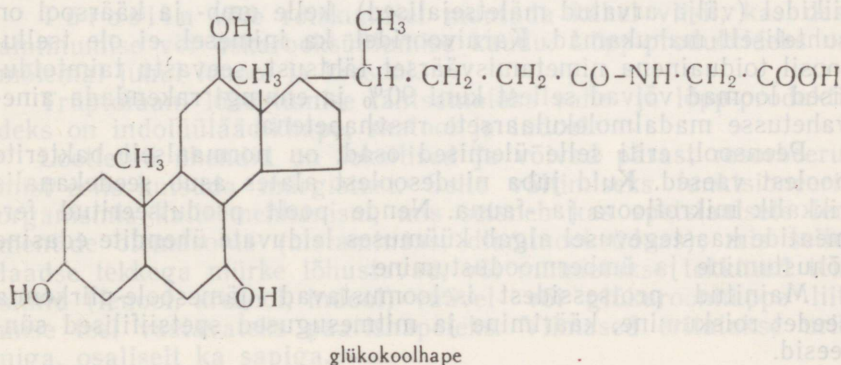
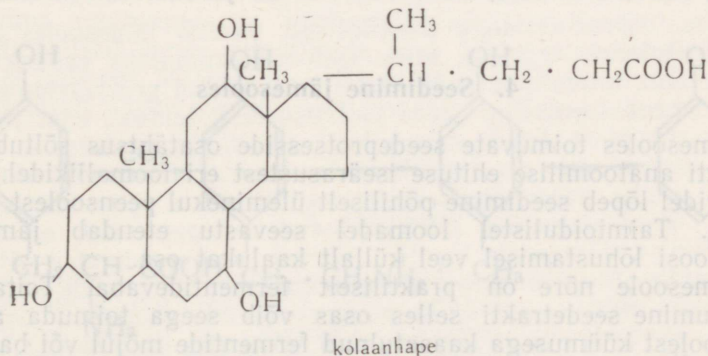
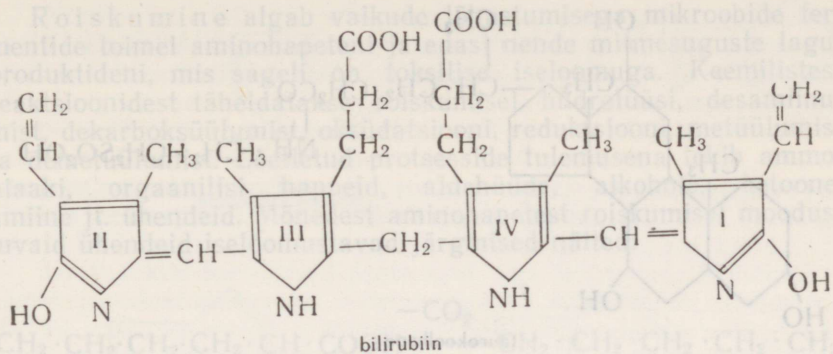
Sapp. Sapp on maksa sekreet ja ühtlasi ka ekskreet, sest ta sisaldab nii seede seisukohalt vajalikke ühendeid kui ka organismile mittevajalikke eritusprodukte. Inimesel ja koduloomadel (välja arvatud hobune, kellel sapipõis puudub) koguneb maksarakkudes produtseeritav sapp sapipõide, kus ta vee tagasiressorbeerumise tõttu kontsentreerub, sisaldades 16—17% kuivainet (hobuse sapi 2,3—3,5% vastu). Põiesapp on niitjas liimine, kuld-kollase kuni kollakasroheline värvusega, mõru maitsega ja nõrga leelise reaktsiooniga vedelik. Spetsiifiliste koostisosadena sisaldab ta pigmente ja sapphapete hüdroksiidsoolaid. Peale loetletute leidub sapis kolesteriini, fosfatiide ja vähesel hulgal karbamiidi ning väävel- ja glükuroonpaarishappeid. Sapis leiduv mutsiin pärineb sapiteedest ja -põiest. Vähesel hulgal sisaldab sapp mõningaid fermente (amülaasi, proteinaase ja lipaase).

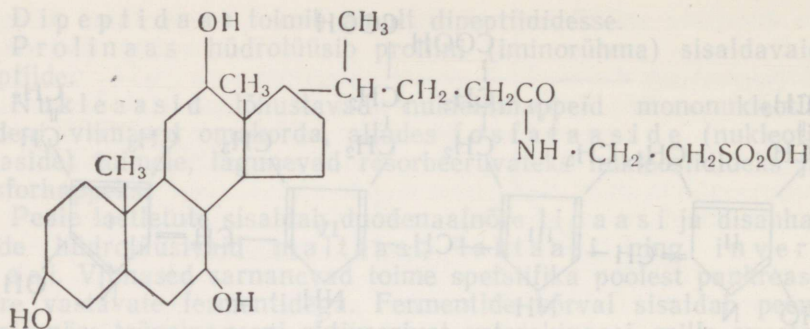
Sapipigmentid — oranžkollane bilirubiin ja selle derivaat roheline biliverdiin — on hemoglobiini-ainevahetuse produktid. Bilirubiin on lk. 141 näidatud struktuuriga.

Sapis esineb bilirubiin kõige sagedamini leelismetallide soolana. Bilirubiini kaltsiumi sool on vees vähe lahustuv ja moodustab seetõttu kergesti sapikive. Peale bilirubiini ja biliverdiini tuntakse veel mõningaid teisi sapipigmente — bilifustiini, biliprasiini, bilihumiini, bilitsüaniini jt.; tõenäoliselt on nad bilirubiini ja biliverdiini laguproduktid.

Sapphapped on kolaanhappe derivaadid; struktuurilt on nad lähedased kolesteriinile. Sapis esinevad nad glükokool- ja taurokoolpaarishapete hüdroksiidsooladena. Tähtsamate sapphapete keemiline koostis on toodud lk. 141.

Sapphapete tähtsus seedeprotsessides avaldub esijoones nende pindpinevust langetavas mõjus, mistõttu rasvad emulgeeruvad ja fermenteeruvad kergemini lipaaside toimel. Osa peenelt emulgeerunud rasvu võib resorbeeruda ka lõhustumatult. Reageerides rasvhapetega moodustavad sapphapped lahustuvaid ja kergesti läbi epiteeli imenduvaid kompleksühendeid. Sellega etendavad sapphapped olulist osa rasvhapete resorptsioonil. Ka suureneb





taurokoolhape

mõnede fermentide (proteinaasid jt.) aktiivsus sapphapete juuresolekul.

Sapi ööpäevane hulk (1 kg eluskaalu kohta) on hobusel 10—12 ml, veisel 5—15 ml, lambal 20—40 ml ja seal 36—56 ml.

4. Seedimine jämesooles

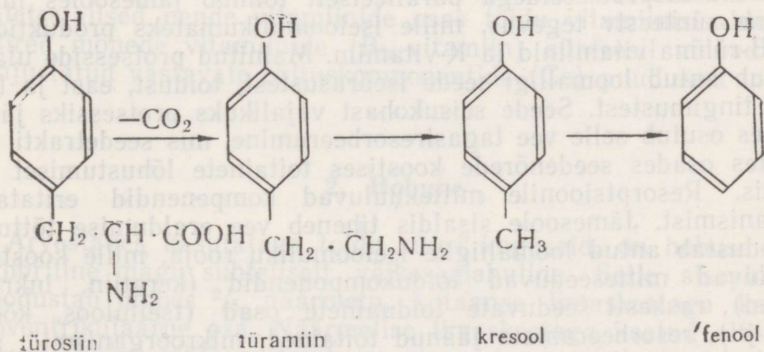
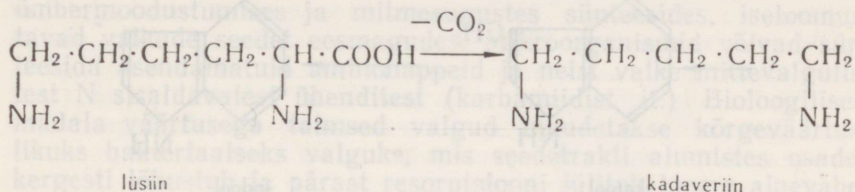
Jämesooles toimivate seedeprotsesside osatähtsus sõltub seedetrakti anatoomilise ehituse iseärasustest eri loomaliikidel. Karnivooridel lõpeb seedimine põhiliselt üleminekul peensoolest jämesoolde. Taimtoidulistel loomadel seevastu etendab jämesool tselluloosi lõhustamisel veel küllalt kaalukat osa.

Jämesoole nõre on praktiliselt fermentidevaba. Toitainete lõhustumine seedetrakti selles osas võib seega toimuda ainult peensoolest küümusega kaasatunud fermentide mõjul või bakteri-aalse seede protsessides. Tselluloosi lõhustumise ulatus seedekanali ühes või teises osas sõltub peamiselt toiduainete peatumise kestusest vastavas piirkonnas ning see on põhjalikum neil loomaliikidel (välja arvatud mäletsejalised), kelle umb- ja käärsool on suhteliselt mahukamad. Karnivooridel, ka inimesel, ei ole tselluloosil toiduainena nimetamisväärset tähtsust, seevastu taimtoidulised loomad võivad sellest kuni 90% ja enamgi rakendada ainevahetusse madalmolekulaarsete rasvhapetena.

Peensool, eriti selle ülemised osad, on normaalselt bakterite poolt vaesed. Kuid juba niudesoolest alates asub seedekanalisis rikkalik mikroflora ja -fauna. Nende poolt produtseeritud fermentide kaastegevusel algab küümuses leiduvate ühendite edasine lõhustumine ja ümbermoodustumine.

Mainitud protsessidest iseloomustavad jämesoole-piirkonna seedet roiskumine, käärimine ja mitmesugused spetsiifilised sünteisid.

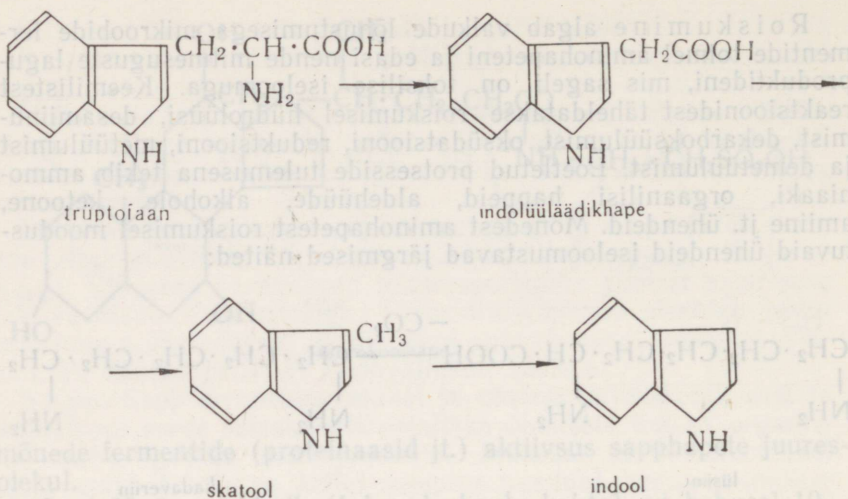
Roiskumine algab valkude lõhustumisega mikroobide fermentide toimel aminohapeteni ja edasi nende mitmesuguste laguproduktideni, mis sageli on toksilise iseloomuga. Keemilistest reaktsioonidest täheldatakse roiskumisel hüdrolüüsi, desamiinimist, dekarboksüülumist, oksüdatsiooni, reduktsiooni, metüüümist ja demetüüümist. Loetletud protsesside tulemusena tekib ammoniaaki, orgaanilisi happeid, aldehüüde, alkohole, ketoone, amiine jt. ühendeid. Mõnedest aminohapetest roiskumisel moodustavaid ühendeid iseloomustavad järgmised näited:



Türosiin võib roiskumisel muutuda kahel viisil, kas desamiinimise või dekarboksüülumise kaudu. Lõpp-produktideks on mõlemal juhul fenool ja kresool.

Trüptofaani lõhustumise tähtsamateks vahe- ja lõpp-produktideks on indolüüläädikhape, skatool ja indool.

Loetletud ühendid on toksilised ja võivad pärast resorbeerumist esile kutsuda mürgistust. Selle vältimiseks funktsioneerib organismis kaitsemehhanism, mis seisneb kas spetsiaalsete fermentide olemasolus (histaminaas, diaminooksüdaas), mis sellelaadse tekkega mürke lõhustavad, või muudetakse tekkinud toksiidid (fenool, kresool, indool) väävel- või glükuroonhappe liitmise teel vastavateks paarishapeteks. Viimased eritatakse uriiniga, osaliselt ka sapiga.



Lõhustusprotsessidega paralleelselt toimub jämesooles intensiivne sünteesiv tegevus, mille iseloomulikumatelks produktideks on B-rühma vitamiinid ja K-vitamiin. Mainitud protsesside ulatus sõltub antud loomaliigi seede iseärasustest, toidust, east ja teisest tingimustest. Seede seisukohast vajalikuks protsessiks jämesooles osutub selle vee tagasiresorbeerumine, mis seedetrakti ülemistes osades seedenõrede koostises toitainete lõhustumiset osa võttis. Resorptsioonile mittekuuluvad komponendid eritatakse organismist. Jämesoole sisaldis tiheneb vee eraldumise tõttu ja moodustab antud loomaliigile iseloomuliku rooja, mille koostisse kuuluvad mitteseeduvad toidukomponendid (keratiin, inkrustained), raskesti seeduvate toiduainete osad (tselluloos, kõõlused jt.), resorbeerumata jäänud toitained, mikroorganismid, sekretsiooni- ja ekskretsiooniproduktid (sapi koostisosad, lima) jt. Roojale annavad värvuse sapipigmentide laguproduktid (mesobilifustsiin, sterkobiliin) ja iseloomuliku lõhna indool, skatool, H₂S, merkaptaan ja madalmolekulaarsed rasvhapped.

MÖNEDE PÖLLUMAJANDUSLOOMADE SEEDE ISEÄRASUSI

1. Mäletsejalised

Ruminantide mahukates eesmagudes, eriti vatsas ja võrkmaikus, asub seede seisukohalt äärmiselt tähtis ning liigirikas mikrofloora ja -fauna. Seedefermente sisaldavat maonõret produtseerib ainult libediku limaskest. Eesmagudes mikroorganismide kaastegevusel toimuvad protsessid puudutavad esijoonel süsivesikuid ja valke.

Normaalse mikrofloora olemasolu eesmagudes võimaldab mäletsejalistel lõhustada seedekanali nõres leiduvate fermentide toime suhtes inertset tselluloosi äädik-, propioon- ja vöihappeks. Ka kergesti seeduvad süsivesikud (tärkliis, sahharoos jt.) lagunevad mäletsejaliste eesmagudes rasvhapeteks ning resorbeeruvad atsetaatidena, propionaatidena ja butüraatidena. Teisi madalmolekulaarseid rasvhappeid (piim-, sipelg-, palderjanhape jt.) leidub eesmagudes vähe. Rasvhapped imenduvad otse eesmagudest. Käärimisel tekkivad gaasid eralduvad rõhitiste kaudu.

— Ulatuslikud keemilised protsessid, mis seisnevad lõhustumises, ümbermoodustumises ja mitmesugustes sünteesides, iseloomustavad valkude seedet eesmagudes. Mikroorganismid võivad sünteesida asendamatuid aminohappeid ja neist valke mittevalgulistest N sisaldavatest ühenditest (karbamiidist jt.) Bioloogiliselt madala väärtusega taimsed valgud muudetakse kõrgeväärtuslikuks bakteriaalseks valguks, mis seedetrakti alumistes osades kergesti lõhustub ja pärast resorptsiooni lülitub looma ainevahetusse.

Eesmagudes toimub kirjeldatud protsesside kõrval ka paljude B-rühma vitamiinide ja K-vitamiini süntees. Seetõttu ei sõltu mäletsejalised nende vitamiinide osas toidu vitamiinisaldusest. Häired mõnede vitamiinide (B₁₂-vitamiin) sünteesil võivad olla põhjustatud vastavate ehituskomponentide (Co) puudusest toidus.

2. Hobune

Arvestades kasutatava toidu suuri koguseid, on hobuse ühekambriline magu suhteliselt väikesemahuline. Selle sisepinnast moodustab umbes $\frac{2}{5}$ näärmetu, kutaanse limaskestaga kaetud proventrikulaarne osa. Näärmelise limaskestaga kaetud alast on hobusel kõige tähtsam funduserioon, kus moodustuvad seeme seisukohalt olulised toimeained. Normaalsetes toitumistingimustes ei tühjene hobuse magu kunagi, kusjuures maonõre erituse suurus ei sõltu oluliselt mao täitmise astmest. Toidumassid lähevad hobuse maost suhteliselt kiiresti üle peensoolde, millega kompenseeritakse mao väikest mahtu. Kergesti lõhustuvate toitainete peamiseks seederegiooniks on peensool, kus toimuvad intensiivsed fermentatiivsed ja imendumisprotsessid. Sapi sekretsioon jätkub sapipõie puudumise tõttu pidevalt, suurenedes mõningal määral seedeprotsesside ajal.

Suuremahulises jämesooles areneb hobusel ulatuslik seedetegevus. Mikrofloora fermentide osavõtul lõhustub tselluloos madalmolekulaarsete, kergesti resorbeeruvate rasvhapeteni ja toimub B-rühma vitamiinide sünteesimine.

3. Linnud

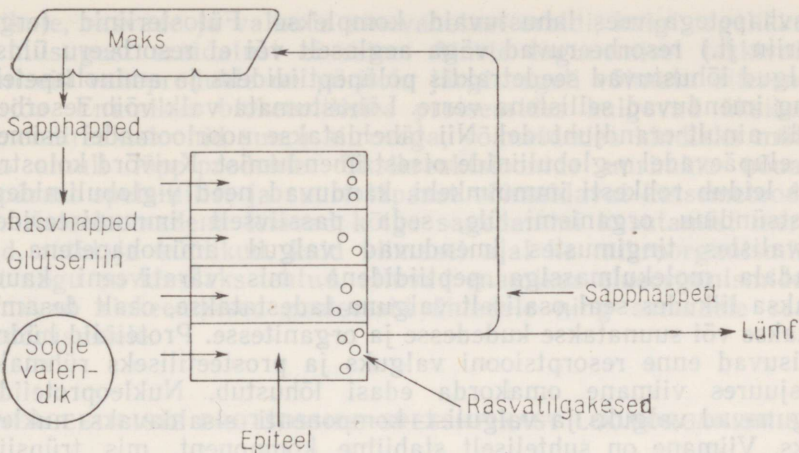
Mõnedel lindudel laieneb neel rinna ees paiknevaks ühe- või kaheosiliseks toidureservuaarina kasutatavaks puguks, teistel (hani, part) esineb sellel kohal ainult käävjas neelu laiend. Pugu limaskest fermente ei produtseeri, samuti puuduvad fermentid linnu suljes. Seetõttu võib pugus aset leida ainult toidu ettevalmistamine seedeks toitainete pundumise ja toidus leiduvate fermentide ning mikroorganismide tegevuse kaudu. Lindude magu koosneb kahest ehituslikult ja funktsioonidelt erinevast osast — näärme- ja lihasmaost. Näärmemao limaskestas moodustatakse soolhapet ja pepsiini, toitainetele aga avaldavad need olulist mõju alles lihasmaos. Lihasmagu, kus toimub toidu peenestamine, on röövlindudel nõrgemini välja arenenud, taimtoidulistel (eriti hanel ja pardil) aga varustatud kurdunud sarvja hõõrlaga. Hõõrdepinnad on kaetud skleroproteiinide hulka kuuluva valgu koilii-niga.

RESORPTSIOON

Toitainete imendumine ehk resorptsioon toimub seedekanali kogu ulatuses, kusjuures selle intensiivsus regiooniti erineb. Mõned madalmolekulaarsed ühendid resorbeeruvad juba suus, millel aga toitumise seisukohast ei ole nimetamisväärset tähtsust. Vähene on resorptsioon ka maos, kust imenduvad põhiliselt alkohol ja selles lahustunud ained. Mäletsejaliste eesmagudes seeyastu toimub intensiivne vee ja madalmolekulaarsete rasvhapete üleminek vere- ja lümfisoonestikku.

Peensooles imendub 70—80% toitainetest. Resorptsiooniprotsessi seedetrakti selles osas soodustab limaskesta hatuline ehitus, mistõttu soole sisepind suureneb kuni 15-kordselt. Hatud on pidevas liikumises, mis tekitab pideva kontakti küümusega. Resorbeerunud ained transporditakse kudedesse vere või lümfiga, kusjuures esimest teed kaudu liikuvad ühendid läbivad oma teel maksa, teised, lümfi resorbeeruvad toidukomponendid aga juhitakse kraniaalsesse õõnesveeni.

Süüvesikud imenduvad monosahhariididena, kusjuures eri suhkrute imendumise kiirus oluliselt erineb. Märkides glükoosi resorptsiooni kiiruse 100-ga, saame teiste monooside kohta järgmised suhtelise kiiruse näitajad: galaktoosil 110, fruktoosil 43, mannoosil 19, ksüloosil 15 ja arabinoosil 9. Eeltoodu seletub asjaoluga, et loetelus kolm viimast monoosi resorbeeruvad ainult füüsikalise-keemiliste (osmoosi) seaduspärasuste alusel, esimesed seeyastu moodustavad imendumisprotsessis estreid fosforhappega. Suhkrute üle minnes seedetraktist verre vabanevad nad fosforhapest, mis rakendatakse uute suhkru molekulide transportimiseks verre. Fosforüleerumise tõttu ei teki resorptsiooniprotsessis



Joonis 19. Rasvade resorptsioon.

kunagi kontsentratsioonide (osmootse rõhu) nivelleerumist ja imendumine võib toimuda vahetpidamatult. Suhkrud, mis ei fosforüleeru, resorbeeruvad aeglaselt. Disahhariidide rohkuse korral toidus võivad need osaliselt resorbeeruda ka eelneva lõhustumise taustal monoosideks.

Rasvad imenduvad hüdroolüüsi produktidena — glütseriinina ja rasvhapetena. Seejuures võib peene emulsioonina esinevast rasvast osa imenduda ka lõhustumatult. Üldreeglina emulgeeruvad ja imenduvad kõrge sulamistäpiga rasvad aeglasemalt, võrreldes vedelate rasvadega (õlidega). Rasva laguproduktidest on glütseriin hästi lahustuv ja läbib seetõttu soolehattude epiteeli kiiresti, rasvhapped aga alluvad imendumisel spetsiifilistele biokeemilistele reaktsioonidele. Vajalikeks lisanditeks selles protsessis on sapphapped. Need moodustavad rasvhapetega lahustuvaid kompleksühendid, kus ühe rasvhappega on liitunud kuni 4 sapphappe molekuli, mille tagajärjel vees lahustumatud rasvhapped muutuvad resorptsioonivõimeliseks. Soolehattude epiteelis vabanevad rasvhapped sapphapest. Need juhitakse vereteede kaudu maksa, peetakse seal kinni ja suunatakse sapi koostisosaena uuesti seedetrakti, kus nad jälle võtavad osa rasvhapete resorptsioonist. Sapphapest vabanenud rasvhapped reageerivad epiteelirakkudes leiduva resorbeerunud glütseriiniga. Selle tulemusena moodustub neutraalne rasv, mis rasvatilgakestena suubub lümfi ja vereteedesse (joonis 19). Rasvade resorptsiooni stimuleerib fosforhappe juuresolek.

Lipoididest fosfatiidid imenduvad ainult lõhustatult oma ehituskomponentideks. Kolesteriin võib moodustada analoogiliselt

rasvhapetega vees lahustuvaid komplekse. Fütosteriinid (ergosteriin jt.) resorbeeruvad väga aeglaselt või ei resorbeeru üldse. Valgud lõhustuvad seedetraktis polüpeptiidideks ja aminohapeteks ning imenduvad sellistena verre. Lõhustumata valk võib resorbeeruda ainult erandjuhtudel. Nii täheldatakse noorloomadel esimestel elupäevadel γ -globuliinide otsest imendumist. Kuivõrd kolostriumis leidub rohkesti immuunkehi, kanduvad need γ -globuliinidega vastsündinu organismi üle, seda passiivselt immunitiseerides. Tavalistes tingimustes imenduvad valgud aminohapetena ja madala molekulmassiga peptiididena, mis varataveeni kaudu maksa liikudes seal osaliselt valguna ladestatakse, osalt desammineeritakse või suunatakse kudedesse ja organitesse. Proteiidid hüdrolyüsuvad enne resorptsiooni valguks ja prosteetiliseks rühmaks, kusjuures viimane omakorda edasi lõhustub. Nukleoproteiidid lagunevad valguks ja valgulist komponenti sisaldavaks nukleiiniks. Viimane on suhteliselt stabiilne komponent, mis trüpsiini toimel laguneb valguks ja nukleiinhappeks. Nukleiinhape laguneb mononukleotiidideks, see omakorda nukleosiidiks ja fosforhappeks. Viimati nimetatud laguproduktid on resorptsioonivõimelised.

Toidu anorgaanilised koostisosad — vesi ja mineraalsoolad — imenduvad peaasjalikult peensooles. Vee resorptsiooni kiirus sõltub soolade kontsentratsioonist seedetraktis — kõrge soolasisalduse korral võib vee imendumine hoopis seiskuda. Mineraalsooladest resorbeeruvad kiiresti naatriumi ja kaaliumi ühendid. Vees halvasti lahustuvad soolad imenduvad juba märgatavalt aeglasemalt. Vee ja mineraalainete resorptsiooni mehhanism on ulatuslikult selektiivne ning mõjustatud organismi füsioloogilisest seisundist. Organismi küllastatuse puhul mõne mineraalainega aeglustub selle resorptsioon. Kõrgenenud mineraalainete tarbe korral (tiinusajal) kasutatakse organismis toidu mineraalsoleasid efektiivsemalt.

Jämesool etendab resorptsiooniprotsessides loomaliigiti erineva tähtsusega osa. Karnivooridel täheldatakse imendumist ainult kooloni algosas. Taimtoidulistel seevastu imenduvad jämesoolest tselluloosi bakteriaalse seede produktid (madalmolekulaarsed rasvhapped), samuti suur osa siin sünteesitud vitamiinidest.

INTERMEDIAARNE AINEVAHETUS

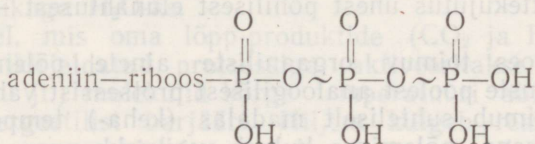
Intermediaarne ehk vaheainevahetus seisneb organismis toimuvates biokeemilistes reaktsioonides, alates ainete resorptsioonist kuni väljutamiseni. Need kudedes ja rakkudes lokaliseeruvad keemilised protsessid on mitmeetapilised, sageli üle paljude vaheastmete kulgevad sünteesi- ja lõhustumisreaktsioonid, kusjuures neid iseloomustab omavaheline tasakaal ja kooskõlastatus. Tavalikohaselt vaadeldakse ja kirjeldatakse biokeemia kursuses süsi-

vesikute, rasvade ja valkude ainevahetust eraldi, kuigi tegelikult-
ses niisugust eraldatust ei esine. Ainete lagunemisel tekkivaid
identseid vaheprodukte on päritolu järgi sageli võimatu diferent-
seerida. Enamikus biokeemilistes protsessides kulgevad üksikud
fermendireaktsioonid suure kiirusega, võimaldades kindlaks mää-
rata ainult lõpp-produkte. Üksikreaktsioonide uurimine nõuab
seepärast spetsiifilist ja suurt täpsust võimaldavat katsetoodi-
kat. Katseloomadena leiavad kõige sagedamini kasutamist meri-
sead, rotid ja küülikud, kuid viimasel ajal ka mikroorganismid,
sest nagu on kindlaks tehtud, alluvad enamikus elusorganismides
toimuvad biokeemilised protsessid ühtedele ning samadele sea-
duspärastustele.

ENERGEETILISTE PROTSESSIDE SPETSIIFIKAST LOOMORGANISMIS

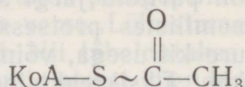
Ainevahetust loomorganismis iseloomustab keemilistes reakt-
sioonides vabaneva energia muutumine mehhaaniliseks tööks,
elektriliseks, osmootseks või teisteks energia vormideks selle
eelneva muutumiseta soojuseks. Viimase teke iseloomustab ana-
loogilisi protsesse elutus looduses.

Energia vabaneb elusates kudedes pidevalt, väikestes kogus-
tes, paralleelselt järk-järgult kulgeva keemilise reaktsiooniga.
Seda süsivesikute, rasvade ja valkude lagunemisel vabanevat kee-
milist energiat võidakse loomorganismis salvestada spetsiifilistes
bioloogilistes akumulatoorites, nn. makroergilistes aine-
tes. Sellistena tuntakse mitmesuguseid fosforit sisaldavaid ühen-
deid, esijoones adenosinrifosfaati ja kreatiinifosfaati. Seda tüüpi
ainetes seostub fosforhappe jääk erilise makroergilise sidemega,
mida valemis tähistatakse vastava märgiga (~). Adenosinrifosfa-
adis on kaks niisugust sidet:



Ühendi hüdrolyüsil, kus eraldub äärmine fosforhape, vabaneb
kehatemperatuuri, pH ja kontsentratsiooni vahedkordade puhul
8 kcal (SI süsteemis $33,5 \cdot 10^3$ J) mooli kohta (B. Straub), mida
võib muuta tööks või kasutada sünteesiprotsessideks eelneva
muutumiseta soojuseks. Tuleb märkida, et tavaliste estriliste side-
mete lagunemisel vabaneva energia hulk on märgatavalt väiksem
ja võrdub näiteks heksoosfosfaatide lõhestumisel 2—4 kcal/moo-
liga (SI süsteemis $8,3 \cdot 10^3$ J— $16,7 \cdot 10^3$ J).

Eriline tioestriline makroergiline side tekib äädikhappe molekuli aktiveerimisel koensüümi A toimel:



See nn. atsetüül KoA etendab intermediaarses ainevahetuses erakordselt olulist osa.

BIOLOOGILINE OKSÜDATSIOON

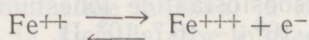
Kõik eluavaldused — kasy, liikumine, ärritatavus jt. — on seotud energiakuluga. Elusad rakud pole suutelised selleks ots-tarbeks kasutama soojusenergiat ja vajavad seetõttu makroergi-listes sidemetes peituva keemilise energia pidevat juurdevoolu. Kõik elusad koed saavad bioloogiliselt kasulikku energiat peami-selt fermentireaktsioonidest, mille käigus elektronid lähevad ühelt energeetilisele süsteemilt üle teisele. Keskseks energeeti-liseks protsessiks organismis on oksüdatsioon, kus vabanev kee-miline energia on kasutatav kõikides rakkude füsioloogilistes funktsioonides.

Esimesed teaduslikult põhjendatud seisukohad oksüdatsiooni-protsesside kemismi kohta pärinevad A. L. Lavoisier' tähele-panekutest 1774. a., kus märgitakse, et põlemisprotsess kujutab endast põleva keha ühinemist õhuhapnikuga. Lavoisier konstateer-is, et orgaanilise aine põlemisel tekivad CO₂ ja H₂O ning vaba-neb energia soojusena. Lavoisier täheldas ka esimesena ühiseid jooni põlemis- ja loomade hingamisprotsessides, mis seisnevad sissehingatava hapniku reageerimises protoplasma kompo-nentidega. Selle tagajärjel viimased oksüdeeruvad, moodustu-vad CO₂ ja H₂O ning vabaneb energia nagu põlemiselgi. Sel teel tekkis ettekujutus ühest põhilisest elunähtusest — koehinga-misest.

Elusas koes toimuv orgaaniliste ainete põlemine erineb mõnede tunnuste poolest analoogilisest protsessist vabas õhus:

- 1) see toimub suhteliselt madalas (keha-) temperatuuris ja
- 2) rakusisene «põlemine» kulgeb vesikeskkonnas.

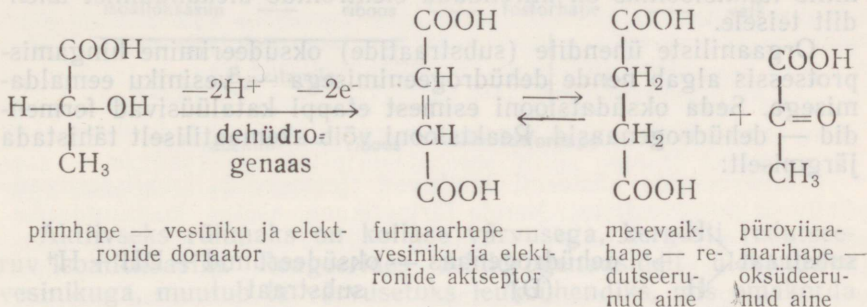
Keemia ja füüsika edusammudega laienes ettekujutus redoks-protsesside olemusest. Tehti kindlaks, et oksüdeeruva aine aatom vabastab elektrone (e⁻), redutseeruva aine aatom aga seob neid. Seepärast nimetatakse seda protsessi, kus aatomid või molekulid annavad ära elektrone, oksüdatsiooniks, vastupidist protsessi, mis kaasneb elektronide liitumisega aatomile või molekulile, redukt-siooniks. Õeldu lihtsaks illustratsiooniks on järgmine näide:



Vasakult paremale kujutab reaktsioon endast oksüdatsiooni, paremalt vasakule aga reduktsiooni.

Sama põhimõtte kehtib oksüdatsiooniprotsesside kohta bioloogilistes süsteemides. Oksüdeeruv aine vabastab elektrone ja samaaegselt prootoneid, s. o. positiivselt laetud vesiniku aatomeid, mis kantakse üle redutseeruvale ainele. Seega kujutab iga redoksreaktsioon endast süsteemi, mis koosneb elektrone ja vesinikku eraldavast ainest (elektronide ja vesiniku donaatorist) ja neid siduvast ainest (resp. aktseptorist).

Redoksprotsessi näitena võib tuua järgmise reaktsiooni:



Elusates kudedes kujuneb tähtsamaks elektronide aktseptoriks hapnik, mis vesinikioonidega reageerides moodustab vee molekuli. Elektronide ülekandumine oksüdeeruvalt ainel hapnikule toimub mitokondrites paikneva fermentisüsteemi osavõtul. Elektronid eraldatakse substraadilt spetsiifiliste fermentide toimel ja kantakse üle mingile primaarsele aktseptorile. Sellelt võetakse elektronid üle teiste fermentide poolt ja antakse edasi elektronide ülekande süsteemi järgmisele komponendile, kuni nad lõpuks ühinevad hapnikuga H₂O-ks.

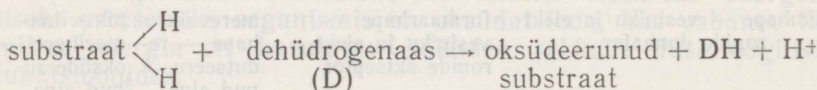
Põlemisel, mis oma lõpp-produktide (CO₂ ja H₂O) poolest sarnaneb eelkirjeldatud protsessiga, aktiveeritakse oksüdeeruva aine (suhkru jt.) molekulid kõrge temperatuuri abil selleks, et ületada energeetilist barjääri. Hiljem kulgeb reaktsioon juba iseendast. Loomorganismis, madalas temperatuuris (+37°), toimub energeetilise barjääri ületamine katalüsaatorite — fermentide — lülitumise teel protsessi. Järjestikuselt toimivad fermentid moodustavad reaktsiooni vaheproduktide ahela. Mida enam on selles ahelas ülekandjaid, seda madalam on energeetiline barjäär üleminekul ühelt etapilt teisele. Vaheühendite suure arvu tõttu on iga vahereaktsiooni aktiveerimisenergia märgatavalt väiksem kui kogu reaktsioonis tervikuna. Seepärast saabki protsess kulgeda madalas temperatuuris.

Lähtudes redoksprotsesside mehhanismist, peavad sellest osa-

võtavad katalüsaatorid: 1) aktiveerima hapnikku, 2) eemaldama vesinikku ja 3) osa võtma elektronide ülekandmisest.

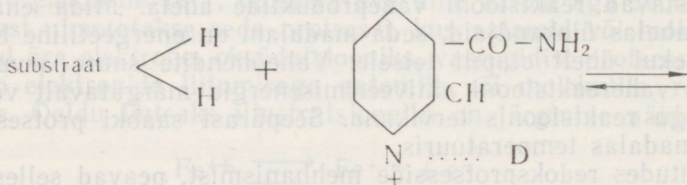
Koehingamise uurimise ajaloost näeme, et otsingud bioloogilise oksüdatsiooni keemilise külje selgitamiseks on toimunud kõigis nimetatud suundades. A. N. Bach ja O. Warburg uurisid hapniku aktiveerimise küsimust ja tegid selles rea avastusi. Erakordselt väärtuslikuks osutusid koehingamise olemuse selgitamisel V. J. Palladini ja H. Wielandi tööd, milles tehti kindlaks orgaanilise aine dehüdrogeenimise osatähtsus oksüdatsiooniprotsessides. D. Keilin avastas rakkudes fermentisüsteemi, mille komponendid sisaldavad rauda (tsütokroomid) ja mille funktsiooniks on kiirendada elektronide ülekandumist ühendilt teisele.

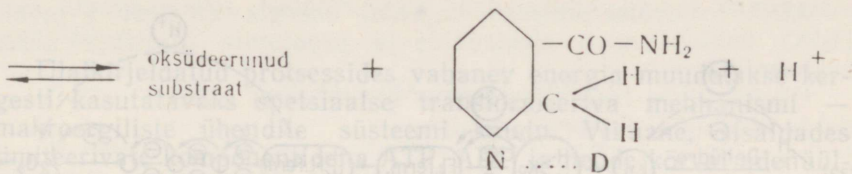
Orgaaniliste ühendite (substraatide) oksüdeerimine hingamisprotsessis algab nende dehüdrogeenimisega — vesiniku eemaldamisega. Seda oksüdatsiooni esimest etappi katalüüsivad fermentid — dehüdrogenaasid. Reaktsiooni võib skemaatiliselt tähistada järgmiselt:



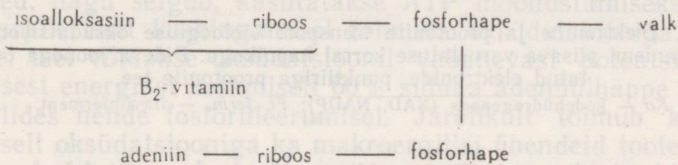
Dehüdrogenaasid on kahekomponendilised fermentid, mis koosnevad valgulisest kandjast ja sellega liitunud toimerühmast — kodehüdrogenaasist (Ko). Viimane sisaldab nikotiinamiidi, ribosofosfaati ja adenüülhapet (struktuuri vt. fermentid). Aktiivseks komponendiks on nikotiinamiid (PP-vitamiin), mis võib reageerida kahe vesiniku aatomiga. Kodehüdrogenaase on kaks: kodehüdrogenaas I (KoI) — nikotiinamiid-adeniindinukleotiid (NAD) — ja kodehüdrogenaas II (KoII) — nikotiinamiid-adeniindinukleotiid-fosfaat (NADP). Ehituslikuks erinevuseks nimetatud kahe dehüdrogenaasi vahel, nagu nähtub eeltoodust, on fosforhappesisaldus. NADP molekul sisaldab NAD-ga võrreldes ühe fosforhappe jäägi rohkem.

Substraadi reaktsioon dehüdrogenaasiga toimub skemaatiliselt järgmiselt:





Flaviinfermendid on bioloogilise oksüdatsiooni ahelas dehüdrogenaaside järgnevaks lüliks. Nende toimerühma koostisse kuuluvad riboosfosfaadiga seostunud isoalloksasiin ja adenüülhape.

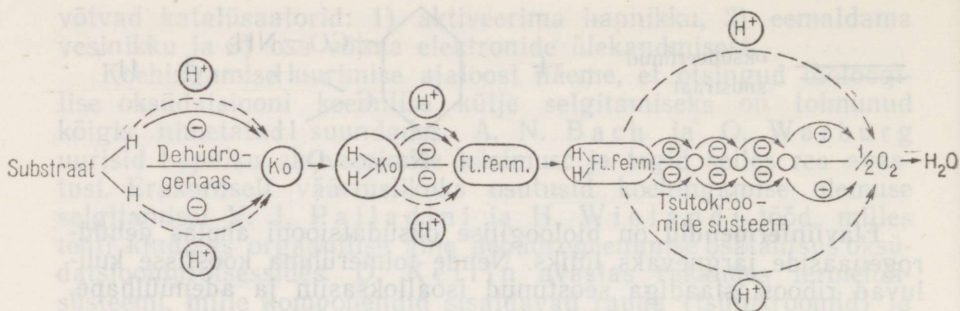


Aktiivseks rühmaks on kollase värvusega, kergesti redutseeruv isoalloksasiin. Reageerides dehüdrogenaasidelt ülekanduva vesinikuga, muutub ta värvusetuks leukouhendiks, mis omakorda oksüdeerudes (vesinikku ära andes) taastab iseloomuliku kollase värvuse. Seetõttu tuntakse flaviinfermentide rühma ka «kollaste fermentide» nimetuse all. Esimese fermenti nimetatud rühmas avastas O. Warburg 1932. a. (Isoalloksasiini struktuuri vt. vitamiinid.) Redutseerunud flaviinferment annab saadud vesiniku aatomid üle aktiveeritud hapnikule. Sellest bioloogilise oksüdatsiooni viimasest etapist võtab vahendajana osa tsütokroomide süsteem.

Tsütokroomid on struktuurilt hemoglobiini toimerühmale lähedased labiilset raua aatomit sisaldavad kromoproteiidid. Vesiniku ülekandjatena raku hingamises funktsioneerivad põhiliselt tsütokroomid a, b ja c, kusjuures ahela viimaseks lüliks, mis annab vesiniku üle õhuhapnikule, on tsütokroomoksüdaas (tsütokroom a₃).

Tsütokroomid on spetsiifilisteks vahelülideks redutseerunud flaviinfermenti ja hapniku vahel, kusjuures igale O₂ molekulile antakse neli elektroni. Selle tagajärjel taandub hapnik pärast nelja prootonj sidumist veeks. Öeldut selgitab joonis 20.

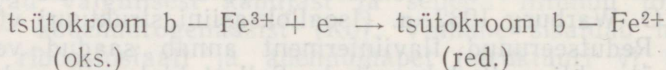
Esitatud koehingamise skeem iseloomustab põhilist, kõiki elektronide ja prootonite ülekande järjestikuseid etappe tähistavat teekonda substraadilt hapnikuni. Mõnede ainete oksüdatsioonis võib see tee olla ka lühem. Tsütokroomide väljalülitamisel (näiteks tsütokroomoksüdaasi raua blokeerimisel tsüaniididega) väheneb koehingamine keskmiselt 90% võrra. See tõestab, et tsütokroomide osavõtuta võib oksüdeeruda ainult väike hulk substraate.



Joonis 20. Elektronide ja protonite transport bioloogilise oksüdatsiooni protsessis organismi piisava varustuse korral hapnikuga. Pideva joonega on tähistatud elektronide, punktiiriga protonite tee.

Ko — kodehüdrogenaas (NAD, NADP); *Fl. ferm.* — flaviinferment.

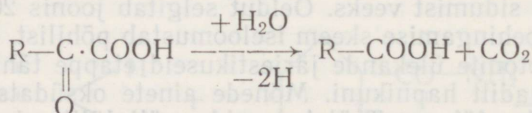
Tsütokroomide süsteemi kuuluvad fermentid lokaliseeruvad põhiliselt mitokondrites. Nende järjestikune asetus koehingamise süsteemis on: $b \rightarrow c \rightarrow a \rightarrow a_3 \rightarrow$ hapnik. Tsütokroomide süsteemi kuuluvaks loetakse ka *ubikinoon* ehk koferment Q. Tsütokroomid võivad esineda nii redutseerunud kui ka oksüdeerunud vormis, sõltuvalt neis sisalduva raua valentsist. Võttes elektroni oksüdeeruvalt ainelt, taandub raud kolmevalentsest kahevalentseks:



Süsteemi viimased lülid (*a* ja a_3) on toime poolest tsütokroom-oksüdaasid, ülejäänud etendavad elektronide ülekandjate osa. Viimaste koostisse kuulub raua kõrval ka teisi metalle (vaske).

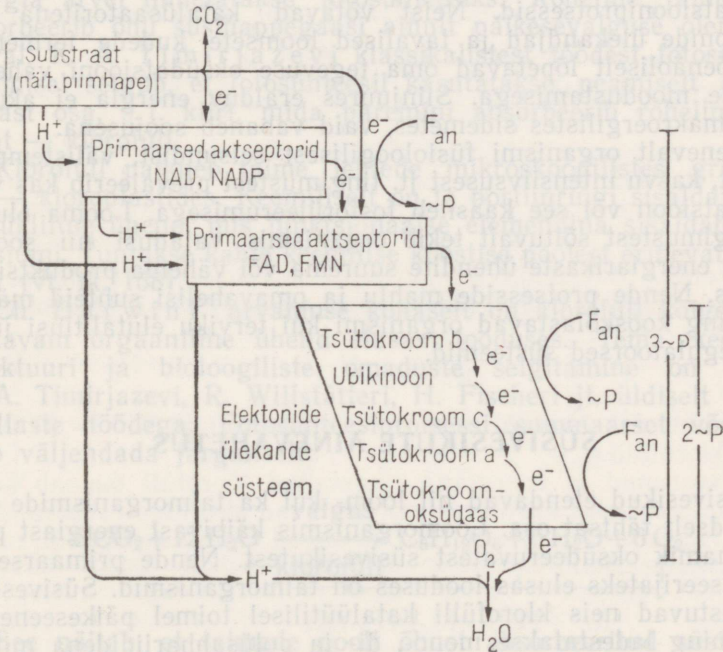
Bioloogilise oksüdatsiooni süsteemis on tsütokroomid komponentideks, mis tagavad elektronide ülekandumist ja protoplasma koostisosade oksüdeerumist õhuhapniku arvel.

Oksüdeeruvad substraadid (süsivesikud, rasvad, aminohapped) muutuvad dehüdrogeenimisel ketohapeteks (vt. trikarboonhapete tsükkel), mis omakorda oksüdatiivselt dekarboksüüludes eraldavad süsihappegaasi:



Eeltoodud reaktsioon on CO_2 põhiliseks moodustumise teeks koehingamisprotsessis.

Ülalkirjeldatud protsessides vabanev energia muudetakse kergesti kasutatavaks spetsiaalse transformeeriva mehhanismi — makroergiliste ühendite süsteemi kaudu. Viimane, sisaldades limiteerivate komponentidena ATP, ADP ja nende kõrval adenüülhapet, anorgaanilisi fosfaate ning neid ülekandvaid fermente, funktsioneerib nn. oksüdatiivse fosforüleerumise protsessi kaudu. Seda väidet tõestab ühelt poolt asjaolu, et elusates kudedes toimuvate oksüdatsiooniprotsessidega kaasneb anorgaaniliste fosfaatide hulga vähenemine (V. A. Engelhardt jt.). Viimased, nagu selgub, kasutatakse ATP moodustamiseks, mille hulk paralleelselt koehingamisel toimuva oksüdatsiooniga suureneb. Sel teel võidakse oksüdatsioonil vabanevast potentsiaalselt keemilisest energiast keskmiselt 60% siduda adenüülhappe (AMP) molekulides nende fosforüleerumisel. Järelikult toimub kudedes üheaegselt oksüdatsiooniga ka makroergilisi ühendeid tootev protsess — oksüdatiivne fosforüleerumine, mille seoseid koehingamisega iseloomustab joonis 21.

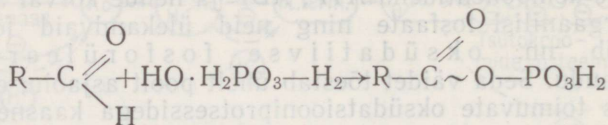


Joonis 21. Järjestikuste metaboolsete reaktsioonide seos makroergiliste sidemete (P) moodustumisega.

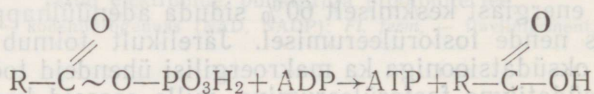
F_{an} — anorgaaniliste ühendite fosfor.

ADP fosforüleerumiseks vajaliku energia (8 kcal 1 mooli H_3PO_4 kohta) annab elektronide ja protonite üleminek ühelt süsteemilt teisele.

Oksüdatiivse fosforüleerumise reaktsiooni näitena võib vaadelda aldehüüdi fosforüleerumist:



Järgnevalt fosforhape jääb koos makroergilise sidemega viiakse üle ADP-le:



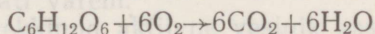
Kirjeldatud mehhanismi kõrval toimuvad rakkudes (mitokondrite pindkihis) ka teist laadi, fosforüleerumisega seostumatud oksüdatsiooniprotsessid. Neist võtavad katalüsaatoritena osa elektronide ülekandjad ja tavalised loomsete kudede fermendid, mis tõenäoliselt lõpetavad oma tegevuse oksüdatsiooni vaheproduktide moodustamisega. Siinjuures eralduv energia ei akumuleeru makroergilistes sidemetes, vaid vabaneb soojusena.

Olenevalt organismi füsioloogilisest seisundist, välistemperatuurist, kasvu intensiivsusest jt. tingimustest prevaleerib kas vaba oksüdatsioon või see kaasneb fosforüleerumisega. Looma elu- ja töötingimustest sõltuvalt tekib organismis vajadusi nii soojuse kui ka energiarikaste ühendite suurema või vähema produktsiooni suunas. Nende protsesside mahtu ja omavahelisi suhteid määravad ning kooskõlastavad organismi kui terviku elutalitlusi juhtivad regulatoorsed süsteemid.

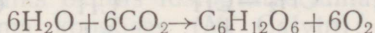
SÜSIVESIKUTE AINEVAHETUS

Süsivesikud etendavad nii loom- kui ka taimorganismide elus erakordselt tähtsat osa. Loomorganismis käibiyast energiast pärineb enamik oksüdeeruvatest süsivesikutest. Nende primaarseteks produtseerijateks elusas looduses on taimorganismid. Süsivesikud moodustuvad neis klorofüllil katalüütilisel toimel päikeseenergia arvel ning ladestatakse mono-, di- ja polüsahhariididena mitmesugustes taimeosades varuainetena. Loomorganismid seevastu pole võimelised süsivesikuid anorgaanilistest komponentidest sünteesima, samuti neid suuremates kogustes deponeerima. Loom-

ses ainevahetuses iseloomustab süsivesikute käivet lagunemisreaktsioon:



Rohelistes taimedes prevaleerib vastupidine protsess — süsivesikute süntees veest ja süsihappegaasist:



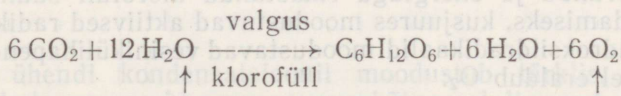
Energeetilises mõttes on mõlemad reaktsioonid omavahel tasa-kaalus. Sünteesiprotsessis seotava energia hulk võrdub lagunemisel vabaneva energiaga. Süsivesikute moodustumisel rohelistes taimedes on energiaallikaks päikesekiirgus, mis komplitseeritud protsessi — fotosünteesi kaudu muudetakse loomorganismidele põhilise tähtsusega toitaineks.

FOTOSÜNTEES

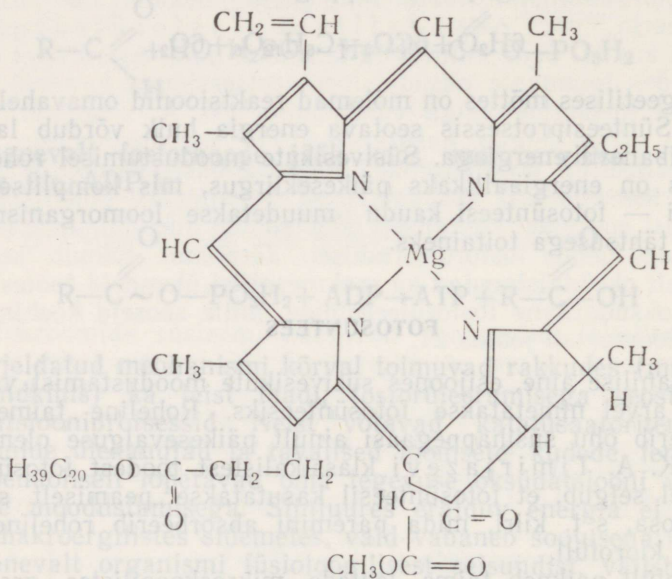
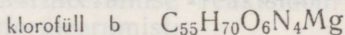
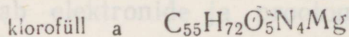
Orgaanilise aine, esijoones süsivesikute moodustamist valgusenergia arvel nimetatakse fotosünteesiks. Roheline taime leht absorbeerib õhu süsihappegaasi ainult päikesevalguse olemasolu korral. K. A. Timirjazevi klassikalistest töödest fotosünteesi uurimisel selgub, et fotosünteesil kasutatakse peamiselt spektri punast osa, s. t. kiiri, mida paremini absorbeerib roheline pigment — klorofüll.

Klorofüll paikneb taime lehtede mikrokoopilistes graanulites — kloroplastides. Keemiliselt on ta porfiinringi sisaldav heterotsükliiline ühend, mis funktsionaalse elemendina sisaldab magneesiumi. Tuntakse kahte keemilise koostise poolest erinevat klorofüllit (vt. lk. 158).

Ch. Darwini arvamuse kohaselt on klorofüll kõige huvitavam orgaaniline ühend elusas looduses. Tema keemilise struktuuri ja bioloogiliste omaduste selgitamine on seotud K. A. Timirjazevi, R. Willstätteri, H. Fischeri jt. üldiselt tuntud teadlaste töödega. Fotosünteesiprotsessi summaarset võrrandit võib väljendada järgmiselt:

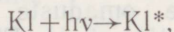


See näitab, et taimede poolt õhust absorbeeritud süsihappegaas klorofüllis päikesekiirte toimel reageerib taimedes leiduva veega. Reaktsiooni resultaadina eraldub vaba hapnik ja moodustub heksoosi molekul.



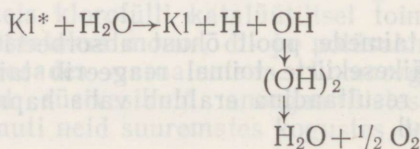
klorofüll a

Klorofüllil funktsionaalne aktiivsus avaldub ainult päikesevalguse juuresolekul. Seda fotosünteesi esimest etappi iseloomustab järgmine võrrand:



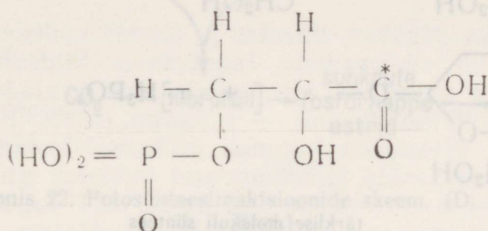
kus Kl tähendab klorofüllil, hv — valguskvanti ja Kl^* — aktiveerunud klorofüllil.

Aktiveerunud ja energiaga rikastunud klorofüll suunab selle vee lagundamiseks, kusjuures moodustuvad aktiivsed radikaalid H ja OH. Hüdroksiidradikaalid moodustavad vesinikülhapendi, mille lagunemisel eraldub O_2 :

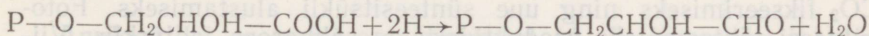


Fotosünteesiprotsessis eraldunud hapnik, nagu selgub uurimistest märgitud aatomite abil, pärineb veest, mitte süsihappegaasist, nagu arvati varem.

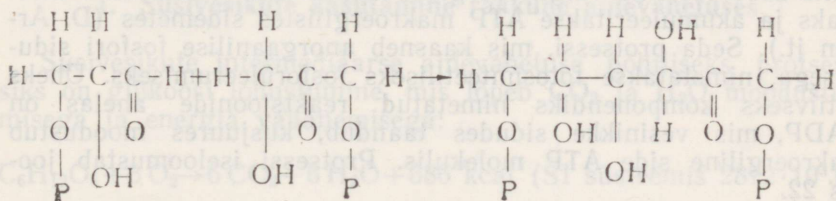
Vee fotolüüsil tekkinud aktiivne vesinik kasutatakse fermentatiivsetes protsessides CO₂ taandamiseks. Gaasiline CO₂, nagu teada, taandub raskesti. Seetõttu eeldati, et fotosünteesiprotsessis moodustub vaheühend, mille koostisse lülitatakse taandatav CO₂. Selliseks vaheühendiks osutus fosfoglüteriinhape, kus CO₂ asetseb karboksüülrühma koostises (M. Calvin):



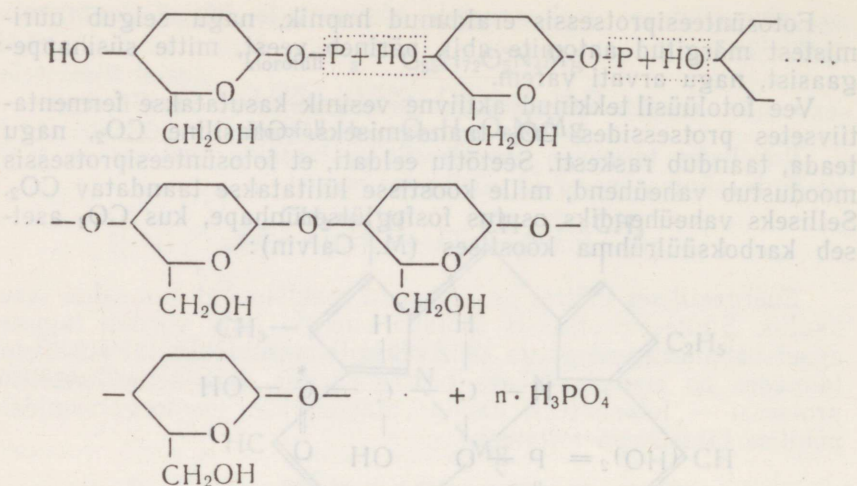
Fosfoglüteriinhappele viiakse üle ka fotolüüsil tekkinud aktiivne vesinik, mille toimel ühend taandub fosfoglüteriinaldehüüdiks:



Viimane isomeriseerub osaliselt fosfodihüdroksüatsetooniks ja fermenti aldolaasi toimel moodustub nimetatud komponentidest fruktoosidifosfaat. See defosforüleerub osaliselt ja annab isomeriseerudes glükoosmonofosfaadi:



Selle ühendi kondensatsioonil moodustub tärkelis, fruktoosi juuresolekul aga sahharoos, s. o. kõige olulisemad lõpp-produktid:

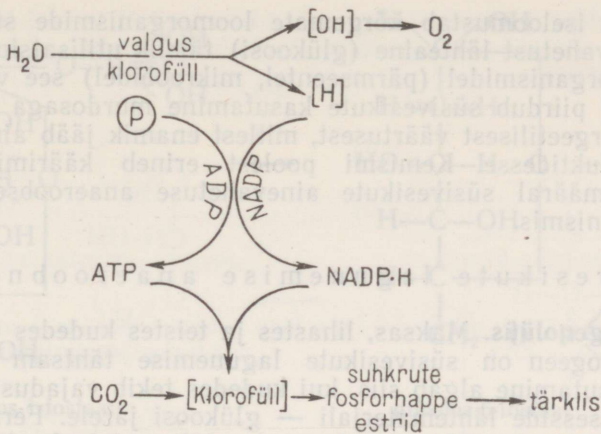


tärglise molekuli süntees

Tuleb lisada, et kuuest sünteesitud fruktoosdifosfaadi molekulist kasutatakse ainult üks vahetult tärglise või sahharoosi moodustamiseks. Viis ülejäänut isomeriseeruvad ja rakendatakse CO₂ fikseerimiseks ning uue sünteesitsükli alustamiseks. Fotosünteesi tähtsamateks produktideks on sahharoos ja tärglis. Viimane deponeeritakse terades, mugulates ja mitmesugustes viljades. Sahharoosi ladestatakse rohkesti suhkrupeedis ja viljades. Paljud puuviljad sisaldavad suhkruid ka monosahhariididena — glükoosina ja fruktoosina.

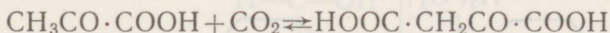
Fotosünteesi energeetilise külje analüüs näitab, et osa klorofüllis absorbeeritud valgusenergiast muudetakse keemiliseks energiaks ja akumuleeritakse ATP makroorgilistes sidemetes (D. Arnon jt.). Seda protsessi, mis kaasneb anorgaanilise fosfori sidumisega, nimetatakse fotosünteesiliseks fosforüleerumiseks. Üheks aktiivseks komponendiks nimetatud reaktsioonide ahelas on NADP, mis vesinikke sidudes taandub, kusjuures moodustub makroorgiline side ATP molekulis. Protsessi iseloomustab joonis 22.

Ülalkirjeldatud fotosünteesi (vähemal määral ka bakteriaalse kemosünteesi) protsessid on orgaanilise aine moodustumise allikateks maapinnal. Foto- ja kemosünteesivõimelisi organisme tuntakse autotroofsete (iseseisvalt toituvate) organismidena. Kõiki ülejäänuid — baktereid, seeni, klorofüllil mittesisaldavaid parasitaime ja kogu loomset maailma, kes toituvad taimedes moodustunud orgaanilistest ainetest, nimetatakse heterotroofseteks organismideks. Viimased, nagu näitavad uuemad uurimised, võivad siiski väiksemas ulatuses assimileerida süsinikku mitte



Joonis 22. Fotosünteesireaktsioonide skeem. (D. Arnoni järgi.)

ainult orgaanilistest ühenditest, vaid ka süsihappegaasist. See seotakse ketohapetes, mille tagajärjel süsinikuahel pikeneb:

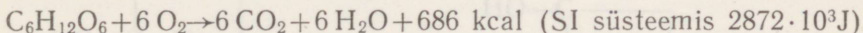


Analoogilist protsessi on täheldatud (A. L. Kursanov jt.) ka roheliste taimede juurtes, kus süsinikuühendite sünteesi lähteainena kasutatakse pinnase süsihappegaasi.

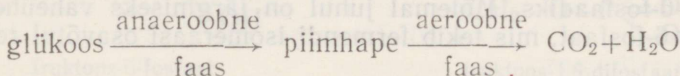
SÜSIVESIKUTE TRANSFORMATSIOON LOOMSETES KUDEDES

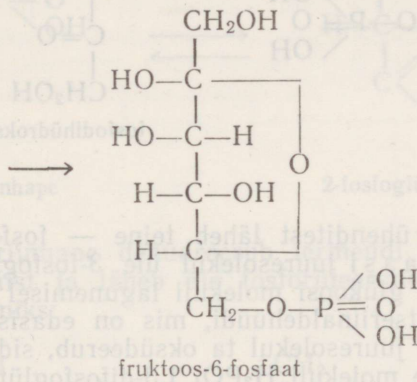
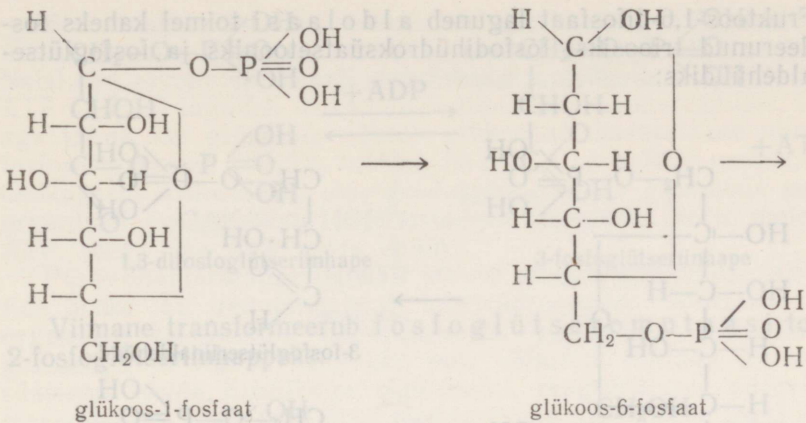
1. Süsivesikute kasutamine rakkude ainevahetuses

Süsivesikute intermediaarse ainevahetuse põhiliseks protsessiks on glükoosi lõhustumine, mis lõpeb CO_2 ja H_2O moodustumisega ja energia vabanemisega:

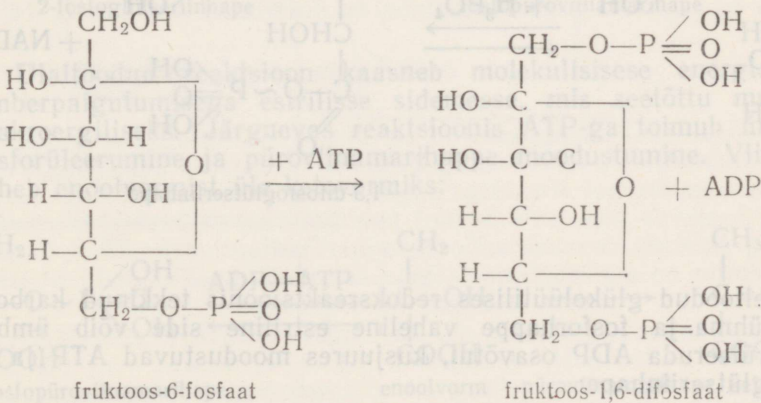


Toodud võrrandi kohane süsivesikute täielik lagunemine toimub kõrgematel loomadel kahes põhilises faasis: anaeroobsel ja aeroobsel teel. Anaeroobsetes tingimustes laguneb glükoos piimhappe tekkimiseni, sellele järgnevas aeroobses faasis aga lõppproduktideni:

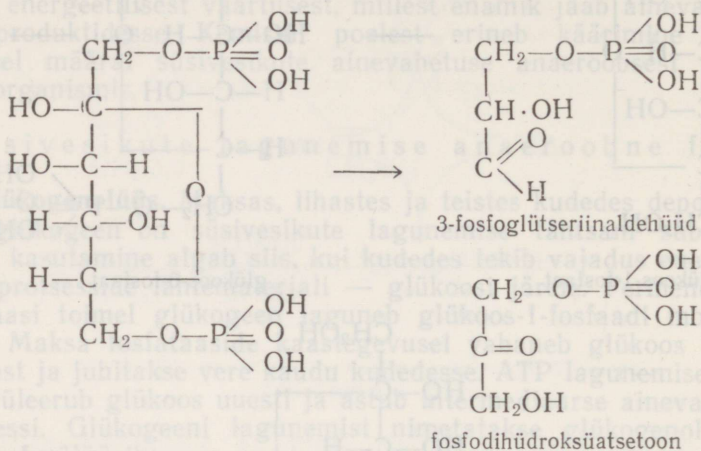




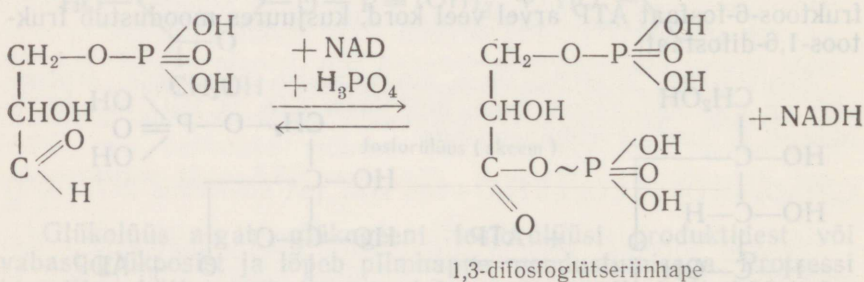
Fosfoferaasi (fosfofruktokinaasi) toimel fosforüleerub fruktoos-6-fosfaat ATP arvel veel kord, kusjuures moodustub fruktoos-1,6-difosfaat:



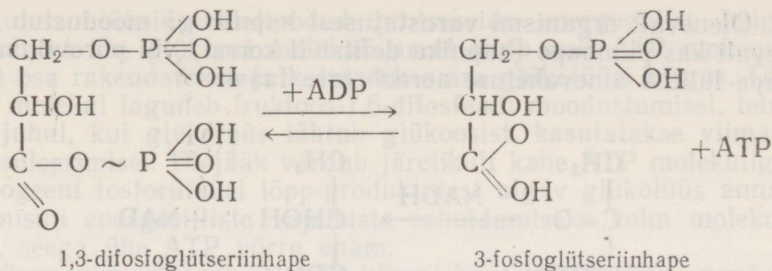
Fruktoos-1,6-difosfaat laguneb aldolaasi toimel kaheks fosforüleerunud triosiks: fosfodihüdroksüatsetooniks ja fosfoglütseriinaldehüdiks:



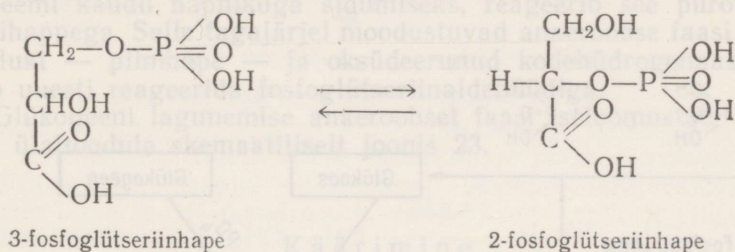
Moodustunud ühenditest läheb teine — fosfodihüdroksüatsetoon — isomeraasi juuresolekul üle 3-fosfoglütseriinaldehüüdiks. Seega tekib glükoosi molekuli lagunemisel tegelikult kaks molekuli fosfoglütseriinaldehüüdi, mis on edasiste reaktsioonide lähteaineks. NAD juuresolekul ta oksüdeerub, sidudes makroergilise sidemega ühe molekuli H_3PO_4 1,3-difosfoglütseriinhappeks:



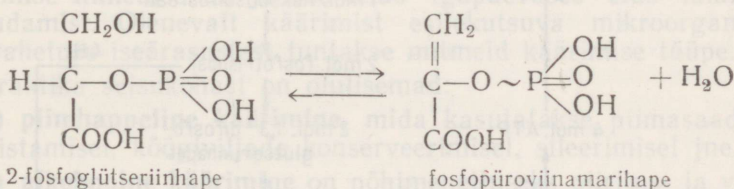
Eeltoodud glükolüütilises redoksreaktsioonis tekkinud karboksüülrühma ja fosforhappe vaheline estriline side võib ümber fosforüleeruda ADP osavõtul, kusjuures moodustuvad ATP ja 3-fosfoglütseriinhape:



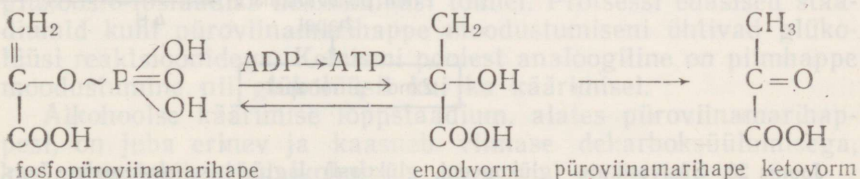
Viimane transformeerub fosfoglütseromutaasi toimel 2-fosfoglütseriinhappeks:



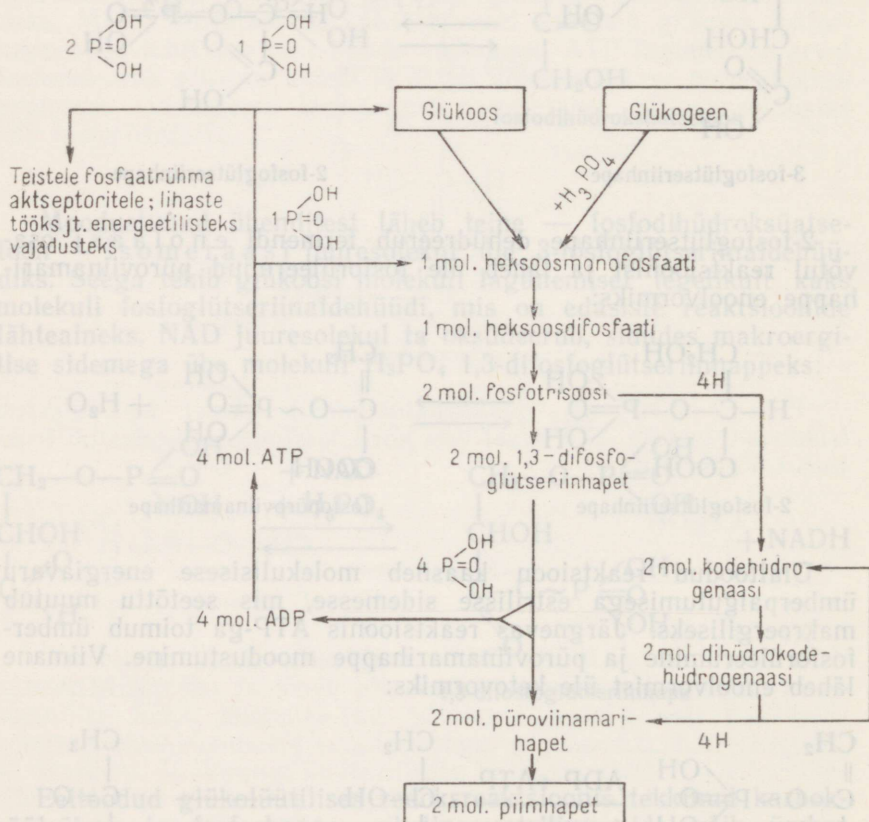
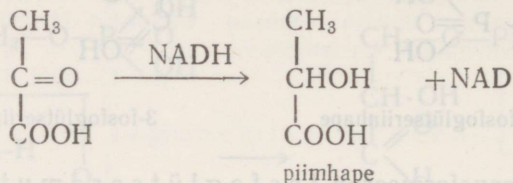
2-fosfoglütseriinhape dehüdreerub fermendi enolaasi osavõtul reaktsioonist ja läheb üle fosforüleerunud püroviinamarihappe enoolvormiks:



Ülaltoodud reaktsioon kaasneb molekulisese energiavaru ümberpaigutumisega estrilisse sidemesse, mis seetõttu muutub makroergiliseks. Järgnevas reaktsioonis ATP-ga toimub ümberfosforüleerumine ja püroviinamarihappe moodustumine. Viimane läheb enoolvormist üle ketovormiks:



Olenevalt organismi varustatusest hapnikuga moodustub järgnevalt kas piimhape (hapniku defitsiidi korral) või püroviinamarihape lülitub ainevahetuse aeroobsesse faasi:



Joonis 23. Süsivesikute (glükogeeni, glükoosi) lagunemise anaeroobne faas.

Kui analüüsida ülaltoodud protsesside energeetilist külge, nähtub, et ühe glükoosi molekuli arvel tekib neli ATP molekuli. Neist osa rakendatakse ja kulutatakse ära glükolüüsi käigus. Üks ATP molekul laguneb fruktoos-1,6-difosfaadi moodustumisel, teine aga juhul, kui glükolüüs lähtub glükoosist, kasutatakse viimase fosforüleerimisel. Ülejääk võrdub järelikult kahe ATP molekuliga. Glükogeeni fosforülüüsi lõpp-produktidest algav glükolüüs annab organismi energeetiliste vajaduste rahuldamiseks kolm molekuli ATP, seega ühe ATP võrra enam.

Püroviinamarihappe ja ATP kõrval kuulub glükolüüsi produktide hulka ka redutseerunud kodehüdrogenaas (NADH). Kui organismi varustamine hapnikuga on puudulik ja kodehüdrogenaasiga seostunud vesinikku pole võimalik lülitada ülekandesüsteemi kaudu hapnikuga sidumiseks, reageerib see püroviinamarihappega. Selle tagajärjel moodustuvad anaeroobse faasi lõpp-produkt — piimhape — ja oksüdeerunud kodehüdrogenaas, mis võib uuesti reageerida fosfoglütseriinaldehüüdiga.

Glükogeeni lagunemise anaeroobset faasi iseloomustab vastavalt ülaltoodule skemaatiliselt joonis 23.

Käärimine

Suhkrute muundumise anaeroobne faas loomorganismis sarnaneb kemismi poolest palju mikroorganismide ainevahetuses toimuva anaeroobse lagunemisega. Mainitud protsessi tuntakse käärimise nimetuse all ja see leiab igapäevases elus laialdast rakendamist. Olenevalt käärimist esilekutsuva mikroorganismi ainevahetuse iseärasustest tuntakse mitmeid käärimise tüüpe.

Praktika seisukohast on olulisemad:

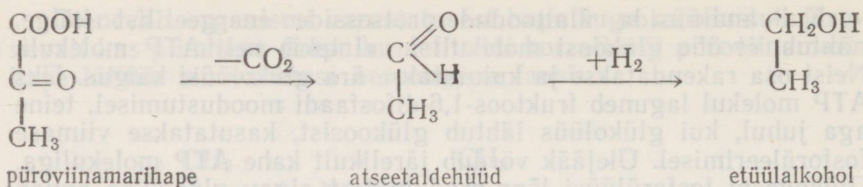
a) piimhappeline käärimine, mida kasutatakse piimasaaduste valmistamisel, köögiviljade konserveerimisel, sileerimisel jne.;

b) alkoholne käärimine on põhimenetluseks piiritus- ja veinitööstuses;

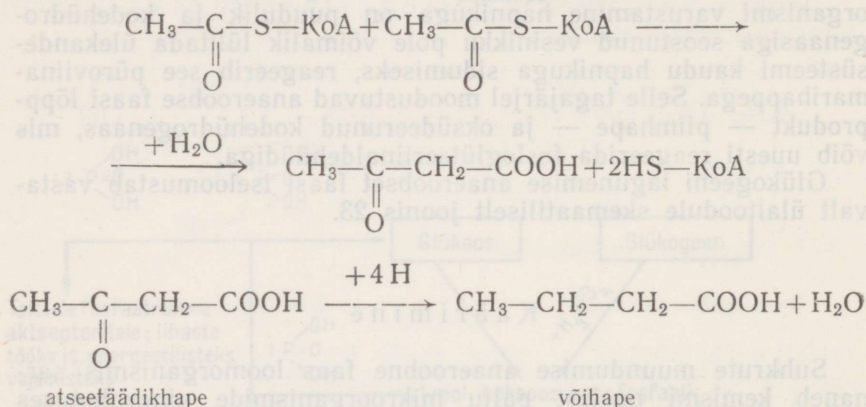
c) võihappeline käärimine leiab kasutamist juustutööstuses jm.

Glükoosi lagunemise etapid on mitmesuguste käärimistüüpide korral sarnased eespool kirjeldatud glükoosi transformeerumisega loomsetes kudedes. Käärimine algab glükoosi fosforüleerimisega glükoos-6-fosfaadiks heksokinaasi toimel. Protsessi edasised staadiumid kuni püroviinamarihappe moodustumiseni ühtivad glükolüüsi reaktsioonidega. Kemismi poolest analoogiline on piimhappe moodustumine nii glükolüüsil kui ka käärimisel.

Alkoholse käärimise lõppstaadium, alates püroviinamarihappest, on juba erinev ja kaasneb viimase dekarboksüülumisega, kusjuures tekib etüülalkohol:



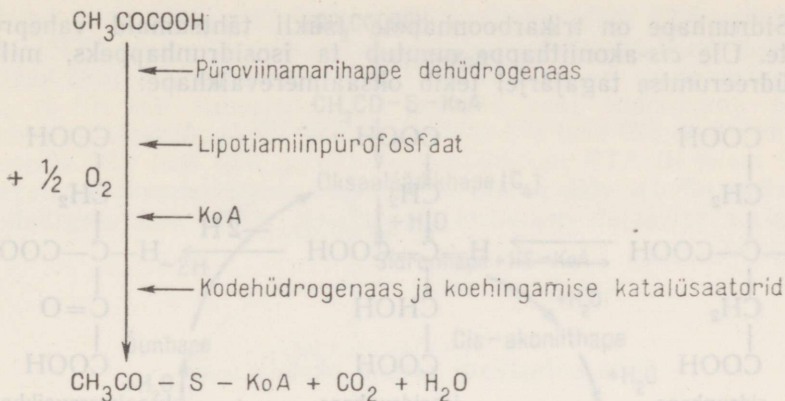
Võihappelise käärimise lõppfaasist võtab katalüsaatorina osa koensüüm A. Atsetüül-KoA molekulide kondensatsiooni tagajärjel tekib atsetäädikhape ja selle taandumisel võihape:



Käärimisega kaasnevad tavaliselt kõrvalreaktsioonid, kus tekkinud ained annavad käärimise produktidele iseloomuliku maitse ja lõhna. Nii moodustub veini käärimisel väikestes kogustes estereid, aldehüüde jt. aineid. Analoožilisel teel tekivad kõrgmolekulaarsed alkoholid, nn. puskarõlid etüülalkoholi tootmisel.

Süsivesikute lagunemise aeroobne faas

Normaalselt funktsioneeriva loomorganismi kudedes on süsivesikute lagunemise anaeroobne faas (glükolüüs) ainult sissejuhataavaks etapiks järgnevale, aeroobsetes tingimustes toimuvale protsessile. Selle eelduseks on kudede küllaldane varustamine hapnikuga, kusjuures pidurdub piimhappe moodustumine. Anaeroobse glükolüüsi üleminekut aeroobsesse faasi pärmseente poolt esilekutsutud käärimisel hapniku juuresolekul täheldas juba L. Pasteur, mistõttu nähtust tuntakse Pasteuri efekti nimetuse all. Piisava hapnikuhulga olemasolu korral kudedes lülitatakse aeroobse lagunemise protsessi mitte ainult vahetult glükolüüsil moodustuv püroviinamarihape, vaid ka varem kudedesse kogunenud piimhape, mis eelnevalt oksüdeeritakse püro-

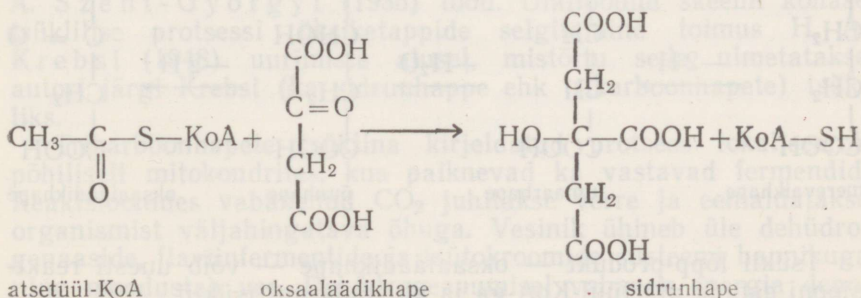


Joonis 24. Atsetüül-koensüümi A moodustumine.

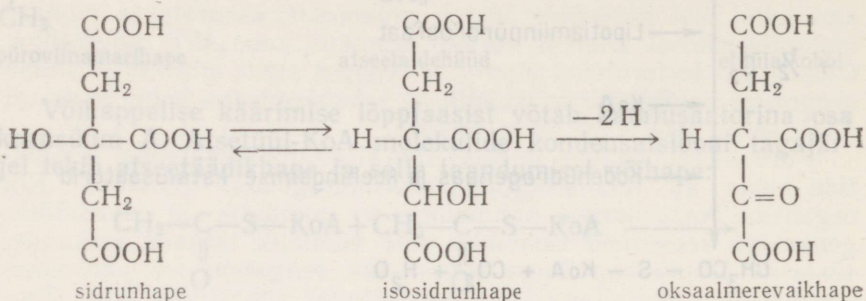
viinamarihappeks. Seega on püroviinamarihape lüliks, mis ühendab süsivesikute ainevahetuse anaeroobset faasi aeroobsega.

Püroviinamarihappe lülitumine oksüdatsiooniprotsessidesse toimub terve rea fermentatsioonide kaudu, millest tähtsamate katalüsaatoritena osa võtavad lipotiiamiinpürofosfaat ja koensüüm A. Nimetatud reaktsioonide lõpp-produktideks on CO_2 , H_2O ja dekarboksüülunud püroviinamarihappe aktiivne vorm — atsetüül-KoA (joonis 24). Viimane on oma keemilise aktiivsuse tõttu võimeline astuma edasistesse reaktsioonidesse, mis moodustavad kompleksse biokeemiliste protsesside ahela — süsivesikute lagunemise aeroobse faasi. Kuivõrd püroviinamarihappe dekarboksüülimine ja edasine oksüdatsioon on sõltuv B_1 -vitamiini sisaldavast lipotiiamiinpürofosfaadist, selgub põhjus, miks püroviinamarihape kuhjub B_1 -avitamiinosis korral verre ja kudedesse.

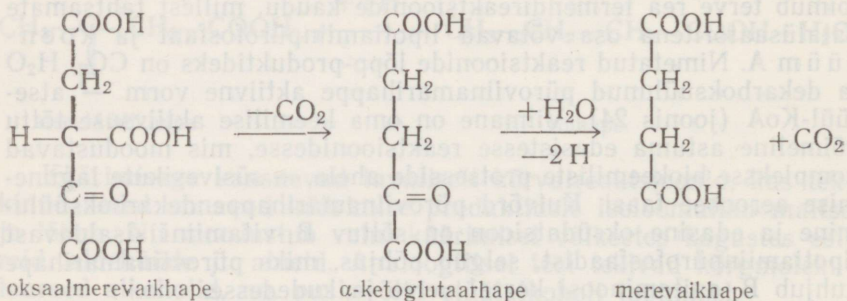
Atsetüül-KoA moodustumisega algab süsivesikute lagunemise aeroobse faasi uus etapp, mida tuntakse trikarpoonhappe tsükli ehk Krebse tsükli nimetuse all. Nimetatud tsükli protsessi esimeseks reaktsiooniks on atsetüül-KoA reageerimine oksaaläädikhappega:



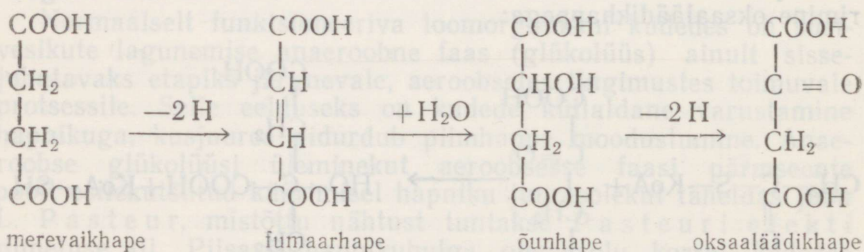
Sidrunhape on trikarboonhapete tsükli tähtsamaid vaheprodukte. Üle *cis*-akoniithappe muutub ta isosidrunhappeks, mille dehüdreerumise tagajärjel tekib oksaalmerevaikhape:



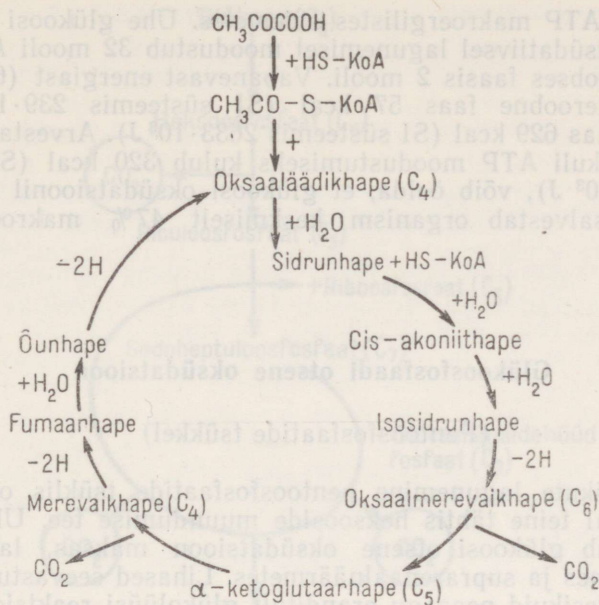
Oksaalmerevaikhape dekarboksüülub, kusjuures moodustuvad eritusprodukt CO_2 ja tsükli järgmine ühend α -ketoglutaarhape. See oksüdeerub ja dekarboksüülub samaaegselt, kusjuures tekivad merevaikhape ja järjekordselt molekul CO_2 :



Edasi merevaikhape muutub üle fumaar- ja õunhappe oksaaläädikhappeks:

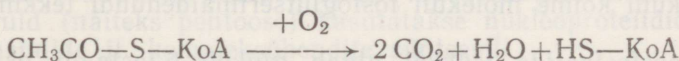


Tsükli lõpp-produkt — oksaaläädikhape — võib uuesti reaktsiooni astuda atsetüül-KoA-ga ja alustada uut tsükli.



Joonis 25. Trikarboonhappe tsükkel.

Kirjeldatud reaktsioonide tagajärjel atsetüül-KoA laguneb, kusjuures tekivad CO_2 , H_2O ja HS-KoA :



Trikarboonhapete tsükliis toimuvaid järjestikuseid reaktsioone iseloomustab joonis 25.

Kaasaegsele ettekujutusele süsivesikute aeroobsest ainevahetusest loomsetes kudedes panid aluse ungari biokeemiku A. Szent-Györgyi (1935) tööd. Ülaloodud skeemi kohase tsüklilise protsessi üksiketappide selgitamine toimus H. A. Krebsi (1948) uurimiste alusel, mistõttu seda nimetatakse autori järgi Krebsi (ka sidrunhappe ehk trikarboonhapete) tsükliks.

Trikarboonhapete tsükliina kirjeldatud protsess lokaliseerub põhiliselt mitokondrites, kus paiknevad ka vastavad fermentid. Reaktsioonides vabanenud CO_2 juhitakse verre ja eemaldatakse organismist väljahingatava õhuga. Vesinik ühineb üle dehüdrogenaaside, flaviinifermentide ja tsütokroomide süsteemi hapnikuga ning moodustab vee. Dehüdrogeenimisel vabanev energia depo-

neeritakse ATP makroergilistes sidemetes. Ühe glükoosi molekuli täielikul oksüdatiivsel lagunemisel moodustub 32 mooli ATP, sellest anaeroobses faasis 2 mooli. Vabanevast energiast (686 kcal) annab anaeroobne faas 57 kcal (SI süsteemis $239 \cdot 10^3$ J) ja aeroobne faas 629 kcal (SI süsteemis $2633 \cdot 10^3$ J). Arvestades seda, et 32 molekuli ATP moodustumiseks kulub 320 kcal (SI süsteemis $1340 \cdot 10^3$ J), võib öelda, et glükoosi oksüdatsioonil tekkivast energiast salvestab organism keskmiselt 47% makroergilistes ühendites.

Glükoosfosfaadi otsene oksüdatsioon

(Pentoosfosfaatide tsükkel)

Süivesikute lagunemine pentoosfosfaatide tsükliks on glükolüüsi kõrval teine tähtis heksooside muundumise tee. Ulatuslikumalt toimub glükoosi otsene oksüdatsioon maksas, lakteerivas piimanäärmes ja suprarenaalnäärmetes. Lihased seevastu utiliseerivad süivesikuid peaaegu eranditult glükolüüsi reaktsiooniahela kaudu. Glükoosfosfaadi otsest oksüdatsiooni täheldas esimesena O. Warburg (1931—1936); üksikküsimuste läbitöötamisel on suure tähtsusega V. A. Engelhardt'i jt. uurimised. Antud probleem on veel lahtisi ja lõplikult lahendamata küsimusi ja uurimine sel alal jätkub.

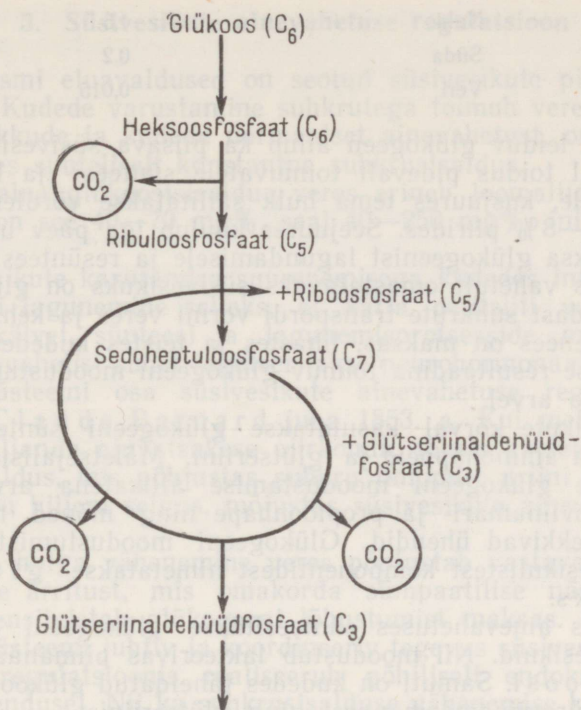
Suhkrute muundumine nimetatud viisil toimub aeroobsetes tingimustes ja avaldub glükoos-6-fosfaadi järkjärgulises oksüdatsioonis kuni kolme molekuli fosfoglutseriinaldehüüdi tekkimiseni.

Pentoosfosfaatide tsükkel algab glükoos-6-fosfaadi oksüdatsiooniga 6-fosfoglükoonhappeks, mis omakorda üle hüpoteetilise vaheprodukti 3-keto-6-fosfoglükoonhappe muutub ribuloos-5-fosfaadiks, kusjuures eraldub CO_2 . Järgnevalt toimub ribuloos-5-fosfaadi üleminek riboos- või ksüloos-5-fosfaadiks. Viimased omavahel reageerides moodustavad nn. sedoheptuloos-7-fosfaadi ja fosfoglutseriinaldehüüdi. Tsükli järgnevateks vaheühenditeks on vaheldumisi heksoos-, tetraos- ja trioosfosfaadid, kusjuures viimastest iga pentoosfosfaatide tsükliks astunud heksoosi molekuli kohta üks lülitub üle püroviinamarisäure ja atsetüül-KoA trikarboonhappe tsükliks edasiseks oksüdatsiooniks.

Pentoosfosfaatide tsükli lihtsustatud kulgu iseloomustab joonis 26.

Süivesikute otsesest oksüdatsioonist üle pentoosfosfaatide võtab osa rida fermente, mille hulgas esineb spetsiifilisi dehidrogenaase, isomeraase, transaldolaase jne.

Tsükli tähtsus ei seisne mitte üksnes heksooside oksüdatsioo-



Joonis 26. Glükoosfosfaadi otsene oksüdatsioon — pentoosfosfaatide tsükkel.

nis. Siin toimuvates reaktsioonides moodustuvaid mitmesuguseid suhkruid (näiteks pentoose) kasutatakse nukleoproteiidide, polüsahhariidide jt. kompleksühendite sünteesil.

2. Koesüivesikute süntees

Süivesikute moodustumine loomorganismis pole kvantitatiivses ega kvalitatiivses mõttes võrreldav analoogilise protsessiga taimedes. Kudedes leiduva süivesikute varu arvel võib loomorganism eksisteerida ainult umbes ühe päeva. Koesüivesikute varuvormiks on glükogeen, mis põhiliselt ladestub maksas ja lihastes. Glükogeeni jaotumist organites ja kudedes iseloomustavad järgmised andmed:

Organ, kude	Glükogeeni % üldhulgast organismis
Maks	37,5
Lihased	44,2
Luud	9,2

Nahk	4,5
Süda	0,2
Veri	0,015

Maksas leiduv glükogeen allub ka piisava süsivesikute sisalduse korral toidus pidevalt toimuvatele sünteesi- ja lagunemisprotsessidele, kusjuures tema hulk säilitatakse võrdlemisi konstantsena 2—8% piirides. Seejuures kuulub iga päev umbes 50% (rotil) maksa glükogeenist lagunemisele ja resünteesile.

Kudedes vahetult omastatavaks süsivesikuks on glükoos, mis kujutab endast suhkrute transpordi vormi veres ja kehavedelikes.

Glükogeenesis on maksas, lihastes ja teistes kudedes sünteetilise talitluse resultaadina toimuv glükogeeni moodustumine toidu süsivesikute arvel.

Süsivesikute kõrval kasutatakse glükogeeni sünteesi lähteainetena ka aminohappeid ja glütseriini. Mäletsejalistel tulevad täiendavate glükogeeni moodustamise allikatena arvesse veel piim-, püroviinamari- ja propioonhape ning mõned muud eesmagudes tekkivad ühendid. Glükogeeni moodustumist loetletud mittersüsivesikulistest komponentidest nimetatakse glükoneogeneesiks.

Loomses ainevahetuses sünteesitakse glükogeeni kõrval ka teisi süsivesikuid. Nii moodustub lakteerivas piimäärmes rohkesti laktoosi. Samuti on kudedes täheldatud glükoosi sünteesi piim- ja püroviinamarihappest ning glütseriinist.

Glükogeeni süntees algab glükoosi fosforüleerumisega heksokiinasi toimel, kusjuures fosforhappe donaatoriks on ATP. Tekkinud glükoos-6-fosfaat muutub fosfoglükomutaasi toimel glükoos-1-fosfaadiks, mis on vahetuks lähteaineks glükogeeni moodustumisel. Teised monosahhariidid (fruktoos, galaktoos) rakendatakse glükogeeni sünteesiks üle glükoos-1-fosfaadi. Glükogeeni moodustumine on võimalik ka pentoosfosfaatidest nende eelneva muutmise teel heksoosideks.

Süsivesikute moodustumine rasvhapetest toimub järgmise skeemi kohaselt:

võihape — 2H → krootonhape + H₂O → β-hüdroksüvõihape — 2H → atsetaadikhape + H₂O → dihüdroksüvõihape — 2H → dihüdroksükrootonhape — 2H → diketovõihape — CO₂ → metüülglüoksaal + 1/2 O₂ → püroviinamarihape + 2H → piimhape → glükoos → glükogeen.

Loomorganism kasutab süsivesikuid mitte ainult energia saamiseks, vaid ka ehitusainena. Nii on riboos ja desoksüriboos nukleotiidide ja mitmete fermentide koostisosadeks. Galaktoos kuulub tserebroosiidide koostisse. Glükoosi derivaatidest rakendatakse heteropolüsahhariidide moodustamiseks glükuroonhapet ja glükosamiini. Limaskestade ja süljenäärmete sekreedid sisaldavad süsivesikuid glükoproteiididena.

3. Süsivesikute ainevahetuse regulatsioon

Organismi eluavaldused on seotud süsivesikute pideva kulumisega. Kudede varustamine suhkrutega toimub vere kaudu. Et tagada rakkude ja kudede normaalset ainevahetust, on vaja säilitada veres suhteliselt konstantne suhkrusisaldus.

Normaalne glükoosisisaldus veres erineb loomaliigiti. Mäletsejalistel on see 40—70 mg%, seal 40—250 mg%, inimesel 80—120 mg%.

Süsivesikute kasutamise suurenemisega kudedes intensivistub glükogeeni lagunemine selleks, et katta defitsiiti veres. Kogu suhkrute käivet, sünteesi ja lagunemisprotsesside mahtu ning nende omavahelist suhet reguleeritakse neurohormonaalsel teel.

Närvisüsteemi osa süsivesikute ainevahetuse regulatsioonis täheldas Claude Bernard juba 1853. a. Kui mehhaaniliselt ärritati neljanda ajuvatsakese piirkonda, tõusis katseloomal vere suhkrusisaldus, mis põhjustas suhkru ilmumist uriini (glükosuuriat). Nagu hiljem selgus, mõjustas süsivesikute ainevahetust ka ajukoos.

Suhkru hulga vähenemine veres põhjustab vastavate vaheaju tsentrumite ärritust, mis omakorda sümpaatilise närvisüsteemi kaudu intensivistab glükogeeni lõhustumist maksas.

Närvisüsteemi juhtiv ja koordineeriv tegevus süsivesikute ainevahetuse regulatsioonis realiseerub põhiliselt endokriinse süsteemi vahendusel. Nii ka suhkrusisalduse vähenemise korral veres antakse «suhkrutsentrumi» ärritus sümpaatiliste närvide kaudu edasi suprarenaalnäärmete säsile, kus see kutsub esile adrenaliini sekretsiooni suurenemise. Selle tagajärjel aktiveeruvad maksa ja lihaskoe fosforülaasid, glükogeeni laguneb ja vere glükoosisisaldus suureneb. Glükoosi hulga tõusu veres üle 130—140 mg% (inimesel) nimetatakse hüperglükeemiaks. See omakorda põhjustab parasümpaatilise närvisüsteemi kaudset pankreasaarte inkretoorse funktsiooni intensivistumist, mis avaldub insuliini sekretsiooni suurenemises. Insuliin aktiveerib maksa heksokinaasi ja selle kaudu glükoosfosforhappe estrite ning glükogeeni sünteesi, mille tagajärjel väheneb vere suhkrusisaldus. Insuliini liig kutsub esile vere suhkrusisalduse languse alla normaalse taseme. Olukorda, kus vere suhkrusisaldus (inimesel) langeb 80—60 mg%-ni, nimetatakse hüpoglükeemiaks. Glükoosi hulga langus veres 40—30 mg%-ni põhjustab inimesel hüpoglükeemilist šokki. Veistel tekib analoogilistes tingimustes atsetoneemia, mille sümptomid on raskematel juhtudel šoki omadega identsed.

Normaalselt talitlevas organismis on insuliini ja adrenaliini sekretsiooni suurus omavahel kooskõlas. Ühe toimeaine intensivistunud eritumine verre põhjustab tõusu ka retsiprookse näärme funktsioonis. Niisugune näiline antagonism adrenaliini ja insu-

liini vahel võimaldab organismil suhkrute ainevahetust ökonoomselt reguleerida — esimene stimuleerib süsivesikute mobilisatsiooni, teine nende kasutamist.

Adrenaliini ja insuliini kõrval mõjustavad süsivesikute ainevahetust järgmised tegurid:

a) hüpofüüsi eessagara somatotroopne hormoon pidurdab glükoosi oksüdatsiooni algetappi (fosforüleerumist), suurendades sel teel vere suhkrusisaldust;

b) türoksiin intensiivistab üldiselt ainevahetust organismis ja kiirendab süsivesikute oksüdatsiooni;

c) glükagoon stimuleerib glükogeeni lagunemist ja põhjustab hüperglükeemiat;

d) suprarenaalnäärmete koos produtseeritavad glükokortikosteroidid suurendavad vere glükoosisisaldust. Nende toimel intensiivistub süsivesikute süntees desamiinunud aminohapetest ja rasvade ainevahetuse vaheproduktidest.

Üldtoodust võib järeldada, et glükogeeni süntees ja lagunemine maksas, vere glükoosisisaldus ja süsivesikute utilisatsioon kudedes alluvad komplitseeritud regulatsioonimehhanismile. Juhitivaks funktsionääriks selles mehhanismis on kesknärvisüsteem, mis avaldab mõju ainevahetusele kas otseselt või kaudselt — endokriinnäärmete kaudu.

LIPIIDIDE AINEVAHETUS

Rasvad ja rasvataolised ained moodustavad põllumajandusloomade kehakaalust 10—20%, kusjuures spetsiaalselt rasva tootmiseks nuumatud sigadel võib rasva hulk kehas ulatuda 50%-ni. Ülekaalukas osa lipiididest — rasvad — paiknevad depoorasvadena nahaaluses rasvkoos, seedeorganite ja neerude ümbruses, lihaste vahel jm. Varurasvad on organismile energiaallikaks ja soojuse isolaatoriks. Moodustades elastse polstri, kaitseb rasvakiht organeid löökide ja põrutuste vastu. Depoorasv sünteesitakse loomorganismis osaliselt toidurasvadest, põhiliselt aga süsivesikutest, kusjuures iga loomaliik produtseerib spetsiifiliste omadustega (looma-, sea-, hane-) rasva. Mõningal määral mõjustab depoorasva omadusi toidu koostis. Näiteks vedelate taimsete rasvade kõrge sisalduse korral toidus võidakse neid osaliselt ladesada varurasvadena, mistõttu muutuvad antud loomaliigi keharrasvadele iseloomulikud füüsikalised-keemilised ja keemilised omadused.

Organi- ehk protoplasmarasvu leidub ehituskomponentidena kõikides kudedes ja rakkudes. Need, sisaldades koostisosadena triglütseriide, fosfatiide, tserebrosiide ja steriine, säilitavad toitumistingimustest sõltumatult oma suhteliselt konstantse keemilise koostise, samuti koguse.

Rasvad paistavad teiste loomsete kudede ehituskomponentide hulgas silma kõrge energiavaru poolest: 1 g rasva oksüdatsioonil vabaneb 9,5 kcal (SI süsteemis $39,7 \cdot 10^3$ J) soojust, süsivesikud annavad 4,1 (SI süsteemis $17,2 \cdot 10^3$ J) ja valgud 4,3 kcal (SI süsteemis $18 \cdot 10^3$ J). Seejuures pole rasvade tähtsus organismis mõeldav ainult kalorilise väärtusega. Eluvajalike lisanditena leidub neis rasvas lahustuvaid vitamiine (A, D, E, K) ja mõningaid vitamiinidega samaväärseid küllastumatuid rasvhappeid (linool-, linoleen- ja arahhidoonhape). Seetõttu vajavad ka need loomad, kelle ainevahetust iseloomustab hästi arenenud rasvade sünteesimise võime, teatava hulga rasva toidu koostises.

RASVADE BIOSÜNTEES JA DEPONEERIMINE

Rasvade moodustumine süsivesikutest on karakterne kõigile loomorganismidele. Eriti hästi kasutavad selleks otstarbeks süsivesikuid sead. Rasvavaese taimtoidu korral deponeerivad nad veistega võrreldes 30% võrra enam rasva.

Süsivesikute üleminek rasvadeks toimub nende ainevahetuse vaheproduktide — fosfoglutseriinaldehüüdi ja püroviinamarihappe kaudu. Tähtsamaks katalüsaatoriks selles protsessis on KoA, mille osavõtul moodustuvad aktiivsed vaheühendid.

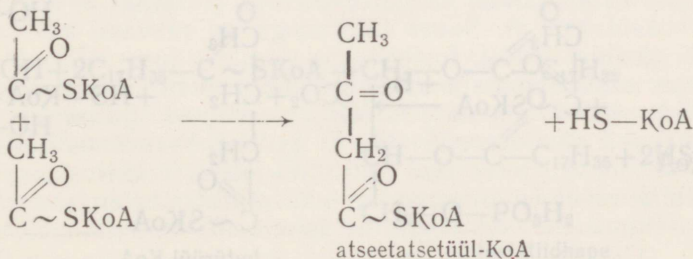
Rasva molekuli süntees koosneb kolmest põhietapist:

- glütseriini süntees;
- rasvhapete süntees;
- triglütseriidide jt. lipiidide süntees.

Glütseriin tekib fosfoglutseriinaldehüüdist selle taandumisel fosfoglutseriiniks, mis võib vahetult osa võtta rasvade sünteesist.

Rasvhapete moodustumisel on põhiliseks lähteaineks KoA poolt aktiveeritud äädikhape — atsetüül-KoA. See ühend tekib kas süsivesikute või ka rasvhapete lagunemisel. Rasvhapete sünteesil tuntakse kaht tähtsat teed.

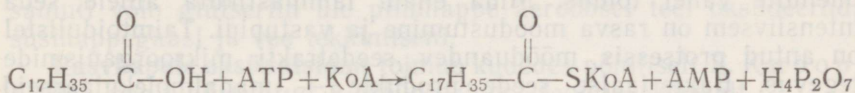
Mitokondriline süntees lokaliseerub mitokondrites ja mikrosoomides. See seisneb atsetüül-KoA molekulide kondensatsioonis, kusjuures moodustuvad mitmesuguse pikkusega rasvhapete ahelad:



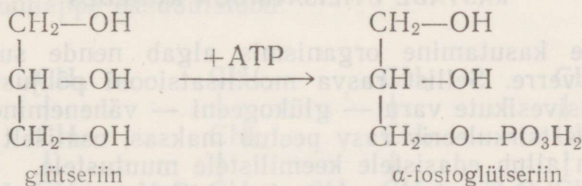
Malonüül-KoA kaudu seotakse kirjeldatavas sünteesiprotsessis kõik äädikhappe jäägid, välja arvatud see, millest moodustub karboksüülrühm. Analooiliselt mitokondrilisele rasvhapete sünteesile saadakse ka toodud näite korral lõpp-produktidena mitmesuguse süsinikuahela pikkusega rasvhapped.

Rasvade koostisse kuulub nii küllastunud kui ka küllastumata rasvhappeid. Paljud nendest võivad üksteiseks üle minna dehüdrogeenimise või hüdrogeenimise teel. Küllastumata rasvhapped võivad tekkida ka sünteesiprotsessis mittetäieliku reduktsiooni tõttu. Kõiki vajalikke küllastumata rasvhappeid pole loomorganismid võimelised sünteesima. Niisuguseid toidu koostisosadena obligatoorseid rasvhappeid tuntakse praegu kolm: linool-, linoleen- ja arahhidoonhape.

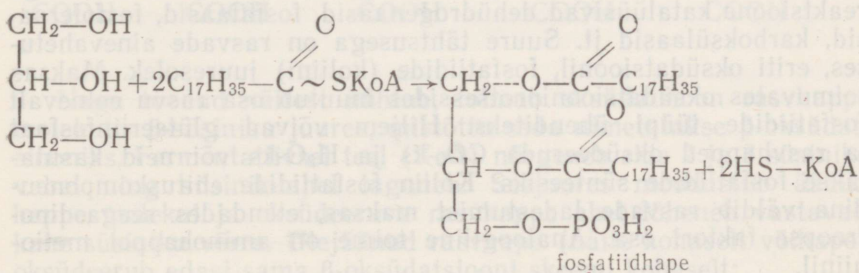
Triglütseriidide süntees toimub maksas, peensoole limaskes-
tas, piimanäärmes ja rasvkoos. Rasvhapped ja glütseriin võivad omavahel reageerida ainult aktiveerunud vormis, kusjuures protsessi tähtsamateks katalüsaatoriteks on ATP ja koensüün A:



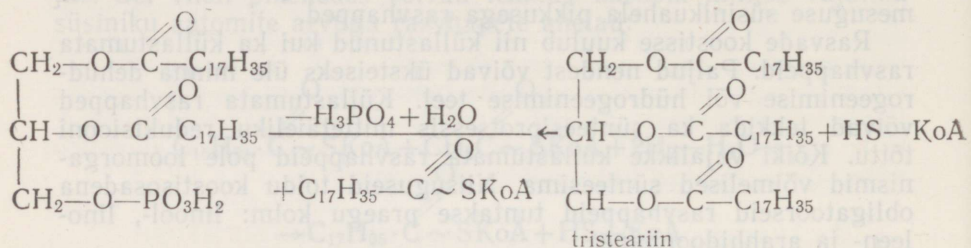
Glütseriin aktiveerub fosforhappe jäägi sidumise kaudu ja muutub α -fosfoglütseriiniks:



Järgnevalt reageerivad omavahel aktiveeritud glütseriin ja rasvhapped. Reaktsiooni algetapil seostub glütseriinfosforhappega kaks rasvhappe jäägi ja tekib vaheühend — fosfatiidhape:



Rasva molekuli süntees lõpeb fosforhappe vabastamisega ja kolmanda rasvhappe jäägi sidumisega diglütseriidi molekulis:



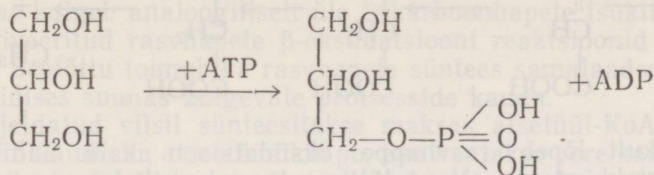
Koerasvade sünteesil kasutatakse süsivesikute kõrval lähteainena ka toidurasvu ja osaliselt valke. Rasvade deponeerimisel omab tähtsust suhe lämmastikku sisaldavate ja lämmastikuvabade ühendite vahel toidus. Mida enam lämmastikuta aineid, seda intensiivsem on rasva moodustumine ja vastupidi. Taimtoidulistel on antud protsessis mõõduandev seedetrakti mikroorganismide tegevus. Bakteriaalse seede produkte — madalmolekulaarseid rasvhappeid — kasutatakse rohkesti rasvade sünteesimiseks.

RASVADE UTILISATSIOON KUDEDES

Rasvade kasutamine organismis algab nende suunamisega depoodest verre. Sellist rasva mobilisatsiooni põhjustab tavaliselt koe süsivesikute varu — glükogeeni — vähenemine ja lõppemine. Veres tsirkuleeriv rasv peetub maksas, osaliselt ka kopsudes, kus ta allub edasistele keemilistele muutustele.

Rasvade lagunemine on komplitseeritud protsess, mis toimub koe lipaaside, dehüdrogenaaside jt. fermentide osavõtul. See algab rasva hüdrolüüsiga rasvhapeteks ja glütseriiniks. Laguproduktide edasine muundumine koosneb reaktsioonide ahelast, kus on rakendunud rida spetsiifilisi fermente. Nende hulgas on esmajärgulise tähtsusega KoA ja NAD (KoI). Põhilise tähtsusega reaktsioone katalüüsivad dehüdrogenaasid, fosfataasid, fosfoferasid, karboksülaasid jt. Suure tähtsusega on rasvade ainevahetuses, eriti oksüdatsioonil, fosfatiidide (koliini) juuresolek. Maksas toimuvates oksüdatsiooniprotsessides muutub osa rasvu eelnevalt fosfatiidide tüüpi ühenditeks. Hiljem võivad glütseriinfosfaat ja rasvhapped oksüdeeruda CO₂-ks ja H₂O-ks või neid kasutatakse fosfatiidide sünteesiks. Koliin fosfatiidide ehituskomponendina väldib rasvade ladestumist maksas, etendades seega lipotroopse faktori osa. Analooiline toime on aminohappel metioniinil.

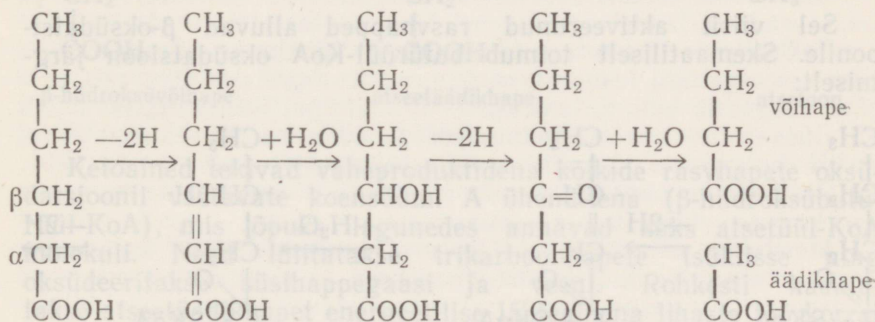
Glütseriini oksüdatsioon algab fosforüleerumisega ATP osavõtul:



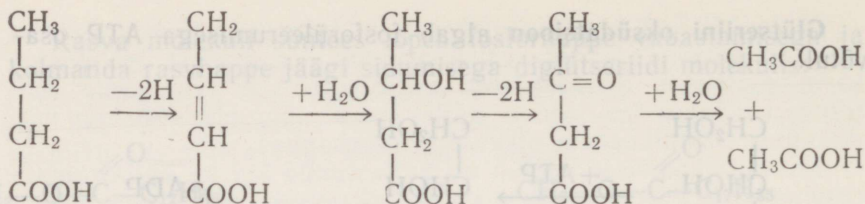
Edasi kulgeb reaktsioonide tsükkel analoogiliselt süsivesikute ainevahetusega. Glütseriinfosfaat oksüdeerub glütseriinaldehüüd-fosfaadiks, edasised vaheproduktid on analoogilised glükogeno-lüüsiptsessiga (vt. süsivesikute ainevahetus). Arvestades nimetatud reaktsioonide tsükli üksikute lülide pöörduvust, võib kergesti kujutleda võimalust, et glükogeen moodustub glütseriinist, kuid samuti võib glütseriin üle piimhappe aeroobsel teel oksüdeeruda süsihappegaasi ja vee tekkimiseni.

Rasvhapete oksüdatsioon toimub kudedes põhiliselt F. K n o o p i (1904) poolt püstitatud β -oksüdatsiooni teooria kohaselt.

Vastavalt mainitud teorialle oksüdeerub rasvhappe molekul järjestikuste dehüdrogeenimiste ja H_2O liitumiste kaudu kuni äädikhappe moodustumiseni. Protsessi iseloomustab näitena toodud kaproonhappe oksüdatsioon:



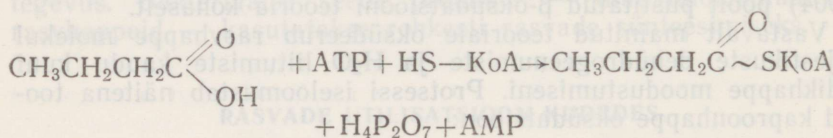
Nagu toodud näitest nähtub, toimub oksüdatsioon rasvhappe molekulis β -süsiniku juures, mistõttu seda nimetatakse β -oksüdatsiooniks. Fermentatiivsel teel (KoA) nõrgeneb side 2 ja 3 süsiniku vahel ning süsinikuahel laguneb. Seejuures moodustub äädikhappe molekul ja oksüdeeruva rasvhappe ahel lüheneb vastavalt kahe süsiniku võrra. Ülejäänud rasvhape (näite kohaselt võihape) oksüdeerub edasi sama β -oksüdatsiooni skeemi kohaselt:



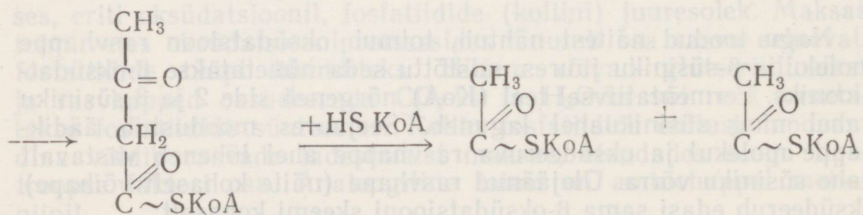
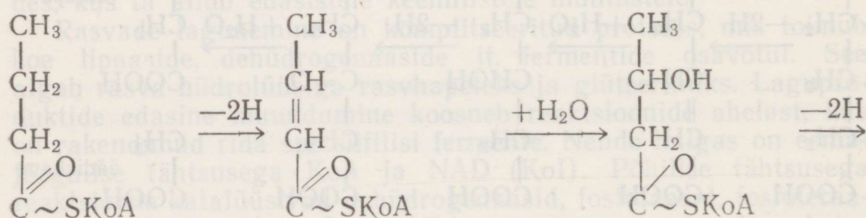
Järelikult lõpeb rasvhappe oksüdatsioon kahe aädikhappe molekuli tekkimisega. Need lülituvad analoogilistel alustel süsivesikutega trikarboonhapete tsükklisse lõplikuks oksüdatsiooniks CO₂ ja H₂O-ni.

Küllastumata rasvhapped taandatakse eelnevalt vastavateks küllastunud hapeteks ja alluvad seejärel β-oksüdatsioonile tavalises korras.

Ülalkirjeldatud protsesside fermentatiivne külg selgitati lõplikult alles 1953. a. Leiti, et keemiliselt suhteliselt inertsed rasvhapped aktiveeruvad koensüümi A toimel ATP lagunemisel vabaneva energia arvel. Kui tuua näitena β-oksüdatsiooni lõppjargu, toimub võihappe aktiveerumine järgmiselt:



Sel viisil aktiveerunud rasvhapped alluvad β-oksüdatsioonile. Skemaatiliselt toimub butüüül-KoA oksüdatsioon järgmiselt:



Järelikult ei ole β -oksüdatsiooni lõpp-produktiks äädikhape, vaid atsetüül-KoA. Sama ühend moodustub ka süsivesikute lagunemisel, mistõttu nii süsivesikute kui ka rasvade ainevahetuse lõppfaas kulgeb analoogiliselt üle trikarboonhapete tsükli.

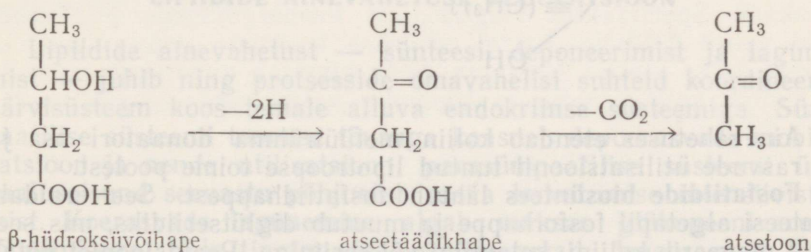
Aktiveeritud rasvhapete β -oksüdatsiooni reaktsioonid on pöörduvad. Seetõttu toimub ka rasvhapete süntees samalaadselt, ainult vastupidises suunas kulgevate protsesside kaudu.

Kirjeldatud viisil sünteesitakse maksas atsetüül-KoA kondensatsiooni kaudu ka atsetäädikhape. See kantakse vere kaudu kudedesse, kus toimub tema edasine oksüdatsioon. Atsetäädikhappe utiliseerimise võime puudub maksas.

β -oksüdatsiooni skeemi kõrval tuntakse ka teisi rasvhapete oksüdatsiooni teooriaid: ω - (omega-) oksüdatsiooni ja vahelduvat oksüdatsiooni. Nimetatud teooriad pole seni üldist tunnustust leidnud.

KETOAINETE (KETOONKEHADE) MOODUSTUMINE

Ketoaineteks nimetatakse võihappe mittetäieliku oksüdatsiooni produkte: atsetäädikhapet, β -hüdroksüvõihapet ja atsetooni.



Ketoained tekivad vaheproduktidena kõikide rasvhapete oksüdatsioonil vastavate koensüümi A ühenditena (β -hüdroksübutüürüül-KoA), mis lõpuks lagunedes annavad kaks atsetüül-KoA molekuli. Need lülitatakse trikarboonhapete tsükklisse ning oksüdeeritakse süsihappegaasi ja veeni. Rohkesti kasutatakse atsetäädikhapet energiaallikana lihaste töö korral ja piima koostisosade sünteesil lakteerivas piimäärmes.

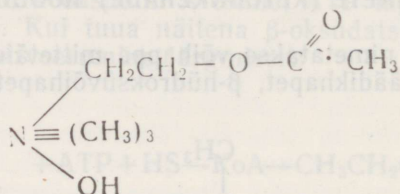
Ainevahetuse häirete korral (nälgimisel, diabeedi puhul) hüdroksübutüürüül-KoA laguneb hüdroolüütiliselt, moodustades atsetäädikhappe, mis dekarboksüüludes annab lõpp-produktina atsetooni.

Ketoainete kõrge sisaldust veres nimetatakse **ketoneemiaks** ja nende sellesse kuhjumist rohkem eritust uriiniga **ketonuuriaks**. Ketoainete massilise moodustumisega kaasnevaid haigusi — **ketoose** — esineb ka põllumajandusloomadel.

Letsitiinide ja kefaliinide ainevahetuses on palju ühist, võrreldes rasvade ainevahetusega. Fosfatiidide lagunemine toimub lipaaside, fosfataaside ja spetsiifiliste fermentide — letsitinaaside osavõtul. Vaheproduktidena tekivad koliin- ja glütseriinfosfaat. Lõhustumisprotsessi lõpp-produktideks on glütseriin, rasvhapped, fosforhape ja N-alustest vastavalt **koliin** või **kolamiin**.

Glütseriin ja rasvhapped lagunevad loomorganismis analoogiliselt rasvade ainevahetusega kuni CO₂ ja H₂O tekkimiseni. Fosforhape rakendatakse ATP, ADP, AMP, heksoosfosfaatide jt. orgaaniliste fosforühendite sünteesil.

Koliin ja kolamiin võtavad osa mitmete bioaktiivsete ühendite moodustumisest; koliin võib üle minna kolamiiniks ja seejärel seriiniks või vastupidi. Koliini derivaatidest on olulisem närvisüsteemi mediaatorina funktsioneeriv atsetüülkoliin:



Ainevahetuses etendab koliin metüülrühma donaatori osa ja on rasvade utilisatsioonil tuntud lipotroopse toime poolest.

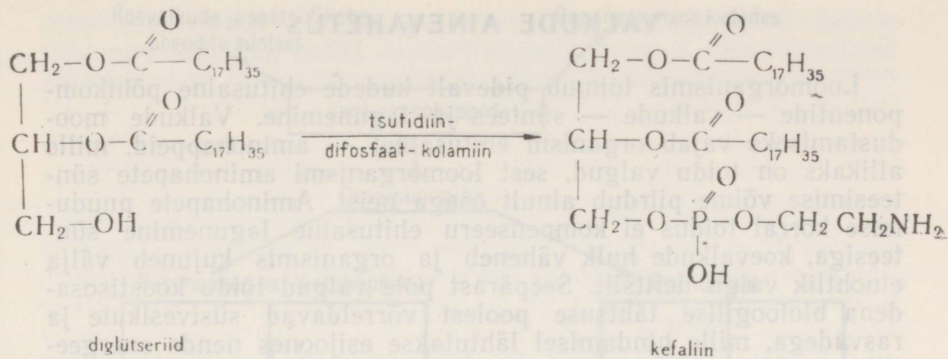
Fosfatiidide biosüntees lähtub fosfatiidhapest. See eraldab sünteesi algetapil fosforhappe ja muutub diglütseriidiks, mis seejärel reageerib koliini, kolamiini või seriiniga. Reaktsioonist võtab katalüsaatorina osa tsütidiintrifosfaat, mille kaudu seotakse omavahel diglütseriid ja koliin- (või kolamiin-) fosfaat (vt. lk. 185).

Fosfatiidide süntees toimub põhiliselt maksas, kuid ka peensoole seinas, neerudes, närvikoos jm.

Steriinide ainevahetus. Tähtsaim loomne steriin **kolesteriin** sünteesitakse tõenäoliselt maksas, kuid ka teistes organites ja kudedes süsivesikute ning rasvade ainevahetuse produktidest: äädik-, püroviinamari-, või- jt. hapetest. Kolesteriini ja tema derivaatide moodustumise võimet loomorganismidel tõestab asjaolu, et kolesteriinivaba dieedi korral püsib kudedes kolesteriinisaldus normaalsel tasemel.

Steriinide ainevahetuses moodustub rohkesti bioaktiivseid ühendeid: D-rühma vitamiine, suprarenaalnäärmete koorehormoone, suguhormoone ja sapphappeid.

Kolesteriini oksüdatsiooniga kaasneb tsüklilise struktuuri lagunemine, kusjuures vabaneb energia.



Steriinid eemalduvad organismist maksa kaudu sapiga ning soole seina ja naha kaudu. Jämesoole sisaldises leidub alati kolesteriini eritusprodukti — koprosteriini, mis moodustub kolesteriini taandamisel. Rasunäärmete sekreet sisaldab (eriti lambal) rohkesti kolesteriini ja kõrgemate rasvhapete estreid.

LIPIIDIDE AINEVAHETUSE REGULATSIOON

Lipiidide ainevahetust — sünteesi, deponeerimist ja lagunemist — juhib ning protsesside omavahelisi suhteid koordineerib närvisüsteem koos temale alluva endokriinse süsteemiga. Sümpaatilise süsteemi toonuse tõusuga kaasneb depoorasvade mobilisatsioon ja nende utilisatsioon, parasümpaatilise süsteemi ülekaaluseisund seevastu põhjustab rasva ladestumise intensiivistumist. Koerasvade lagunemine algab maksas glükogeenivarude lõppemisega. Neis tingimustes oksüdeeruvad depoorasvad CO_2 ja H_2O -ni. Olulist osa etendab selles protsessis maks.

Endokriinsetest faktoritest, mille kaudu närvisüsteem avaldab suunavat mõju rasvade ainevahetusele, on tähtsamad **lipokaiin** ja **insuliin**. Nende toimel moodustuvad rasvad süsivesikutest ja ladestuvad rasvadepoodes. Insuliin aktiveerib kõrgemate rasvhapete moodustumist ja reguleerib süsivesikute üleminekut rasvadeks.

Suprarenaalnäärmete koorehormoonid kortisoon ja desoksükortikosteron stimuleerivad rasva deponeerimist; samasuunaliselt toimib ka adrenokortikotroopne hormoon (AKTH). Rasvade lagunemist reguleerivad kilpnäärme hormoonid, adrenaliin ja mitmed hüpofüüsi hormoonid. Määrava tähtsusega rasvade deponeerimisel organismis on suguhormoonide mõju. See avaldub iseloomulikult rasva ladestumise intensiivistumises pärast kastratsiooni. Rasvade ainevahetust mõjustavad ka vitamiinid, eriti C-vitamiin.

Loomorganismis toimub pidevalt kudede ehitusaine põhikomponentide — valkude — süntees ja lagunemine. Valkude moodustamiseks vajab organism ehitusainet — aminohappeid, mille allikaks on toidu valgud, sest loomorganismi aminohapete sünteesimise võime piirdub ainult osaga neist. Aminohapete puudumise korral toidus ei kompenseeru ehitusaine lagunemine sünteesiga, koevalkude hulk väheneb ja organismis kujuneb välja eluohtlik valgu defitsiit. Seepärast pole valgud toidu koostisosadena bioloogilise tähtsuse poolest võrreldavad süsivesikute ja rasvadega, mille hindamisel lähtutakse esijoones nende energeetilisest väärtusest.

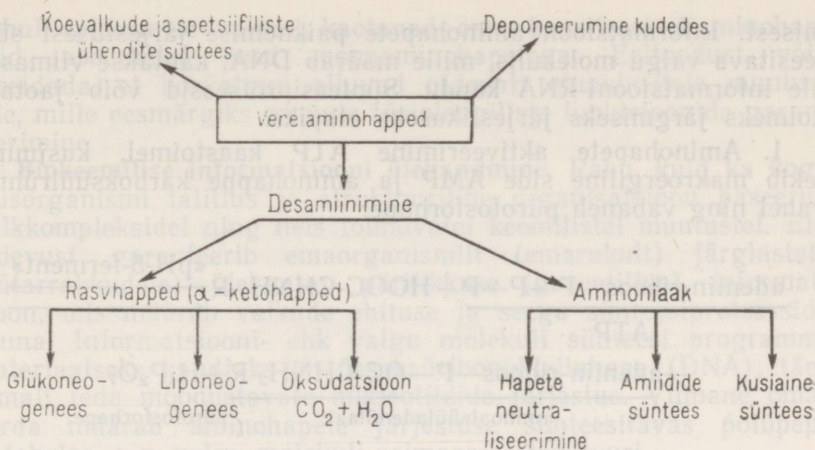
Valkude intermediaarne ainevahetus algab aminohapete resorptsiooniga. Imendunud ja läbi maksa suunduvaid aminohappeid eemaldatakse osaliselt verest ja deponeeritakse ajutise reservina. Hiljem osa neist juhitakse tagasi verre ja kantakse kudedesse, kus nad lülitatakse protoplasma koostisse. Loomseid kudesid iseloomustab ehituskomponentide vahetpidamatu uuene mine, millest tuleb ka pidev valguvajadus. Nagu kõikide elusate kudede koostisosade puhul, kehtib ka valkude kohta täiskasvanud organismis nõuetekohase toitumise korral dünaamiline tasakaal. Spetsiaalsed valgudepood loomorganismis puuduvad, kuid valgu defitsiidi korral võidakse kasutada maksa, vere ja lihaste valke ajutise reservina. Seda kinnitab nimetatud organite ja kudede valgusisalduse vähenemine valgu vähesuse või puudumise korral toidus.

Resorbeerunud aminohapete edasine saatus sõltub organismi vajadustest. Aminohapete transformeerumine kulgeb põhiliselt järgmistest protsessidest kaudu:

- 1) koevalgu süntees ja vananenud koostisosade uuene mine;
- 2) bioaktiivsete ainete — fermentide, proteohormoonide ja peptiidide (glutatioon, oksütotsiin jt.) süntees;
- 3) mõnede aminohapete ümbermoodustumine spetsiifilisteks ainevahetuse produktideks;
- 4) aminohapete muutumine rasva (liponeogenees) ja süsivesikute (glükoneogenees) metaboliitideks;
- 5) lõhustumine üle ketohapete organismi energeetilisteks vajadusteks.

Vere aminohapete kasutamise teid iseloomustab joonis 27.

Aminohapete jaotus loetletud ülesanneteks sõltub mitmetest tingimustest: toitumisest, tervislikust olukorrast ja endokriinse süsteemi funktsionaalsest seisundist. Kasvavas organismis määrab lämmastiku-ainevahetuse üldsuuna hüpofüüsi somatotroopne hormoon. Sel korral on ülekaalus sünteetilised protsessid ja lämmastiku bilanss seetõttu positiivne. Valgurikka ja süsivesikute- ning rasvadevaese toidu puhul kasutatakse rohkesti valku



Joonis 27. Aminohapete transformatsioon ja kasutamine organismis.

energeetiliseks vajaduseks. Valkude lõhustumine suureneb ka kilpnäärme ja suprarenaalnäärme koorehormoonide suurenenud sekretsiooni tagajärjel.

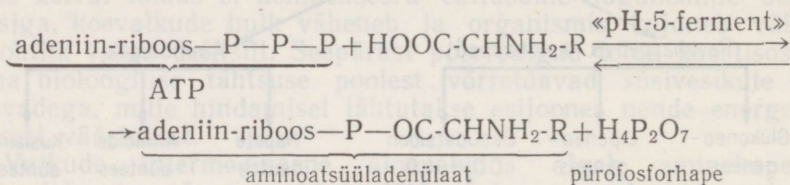
KOEVALKUDE SÜNTEES JA LAGUNEMINE ORGANISMIS

Valkude biosüntees on elusa substraadi eksisteerimise ja selle suhteliselt konstantse keemilise koostise säilitamise tähtsaimad tingimusi. Valgu sünteesimise võime on omane loomorganismi kõikidele kudedele ja rakkudele. Seejuures paistavad mõned organid ja koed välja eriti intensiivse valkude moodustamise võime poolest. Nii sünteesitakse maksas ja lümfisõlmedes vere plasma-valke. Sünteetiliste protsesside märgatav ülekaal iseloomustab ka luuüdi, põrna ja soole limaskesta rakkude talitlust. Aminohapete assimilatsioon uute koe koostisosade moodustamiseks lokaliseerub raku organoidides, peamiselt ribosomaalseid RNA sisaldavates ribosoomides. Sünteesiprotsessides vajaliku energia allikaks on põhiliselt makroergilisi sidemeid sisaldav ATP, mis ise moodustub esijoones mitokondrites. Kaasajal tunnustatud teooria kohaselt toimub valgu sünteesi protsess kõrgpolümeersete ribonukleiinhapete baasil, mis etendavad matriitside osa.

Valgu sünteesist võtab osa kolme liiki ribonukleiinhappeid: transpordi- (s-RNA), informatsiooni- (m-RNA) ja ribosomaalsed (r-RNA) ribonukleiinhapped. Nende kõrval on lähteainetena vajalikud aminohapped ja katalüsaatoritena spetsiaalsed fermendid. Desoksüribonukleiinhapped ei võta vahetult osa valgu sünteesi-

misest. Informatsioon aminohapete paiknemise järjestusest sünteesitava valgu molekulis, mille määrab DNA, kantakse viimaselt üle informatsiooni-RNA kaudu. Sünteesiprotsessid võib jaotada kolmeks järgmiseks järjestikuseks etapiks.

1. Aminohapete aktiveerimine ATP kaastoimel, kusjuures tekib makroergiline side AMP ja aminohappe karboksüülrühma vahel ning vabaneb pürofosforhape:



2. Moodustunud aminoatsüüladenülaadid (aktiveerunud aminohapped) kantakse transpordi-RNA poolt polüpeptiidide sünteesimise regiooni — ribosoomidele. Sünteesi katalüüsivad mittespetsiifilised proteinaasid. Aminohapped paigutuvad m-RNA struktuurist (puriin- ja pürimidiinialuste järjestusest) sõltuvalt, kusjuures viimast määrab DNA ehituslik spetsiifika.

3. Kolmandal etapil toimub polüpeptiidahelate koondumine valgu molekulideks. Seejuures vabanevad AMP ja RNA. Moodustunud valgud rakendatakse kudede ehitamisel ja fermentide moodustamisel või suunatakse verre.

Kirjeldatud protsessi kõrval toimub organismis pidev koe ja koevedelike valkude ümbermoodustumine, mille käigus valgu molekulist vabanevad aminohapped asenduvad teistega. Märgitud aminohapete (N^{15} , C^{14} jt.) kasutamisel on selgunud, et vereplasma valkudest asendub 24 tunni jooksul umbes 10%. Aeglasmalt asenduvad lihaste valgud; hemoglobiini valkudest asendub ööpäevas ainult 2,5%.

Valgu biosüntees on teiste keemiliste fermentatiivsete protsessidega võrreldes suhteliselt aeglane. Siiski väärub tähelepanu selle kiirus, kui arvestada sünteesitava ühendi koostisosade komplitseeritud ruumilist paigutust ja täpset järjestust. Reaktsiooni ligikaudseks kiiruseks arvestatakse kahe aminohappe jäägi liitumist sekundis. Seega vältab näiteks ühe 150-st aminohappe jäägist koosneva hemoglobiini alaühikut moodustava peptiidahela süntees umbes 1,5 minutit.

Valgu uuenemisel võib selle molekuli koostisse lülituda ka hoopis uusi, seal varem mitteesinevad aminohappeid. Samuti on täheldatud valkude vananemisel sealt mõnede aminohapete kadumist, kusjuures need uutega asendumisele ei kuulu või asenduvad teistega.

Näitena võib tuua epidermise sarvestumise protsessi, mille

puhul epidermise valgud kaotavad oma koostisest diaminohappeid, asendades need monoaminohapetega. Eeltoodust võib järeldada, et koevalgud alluvad pidevalt elupuhustele muutustele, mille eesmärgiks on uute füsioloogiliste funktsioonide garanteerimine.

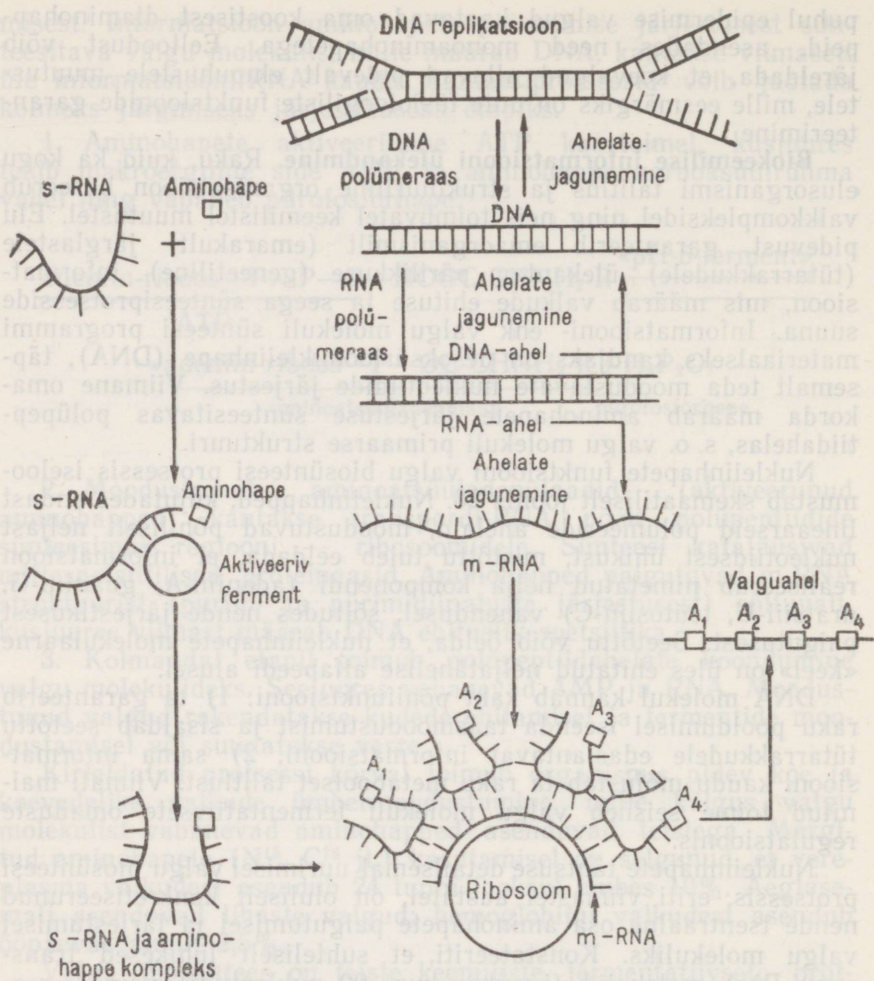
Biokeemilise informatsiooni ülekandmine. Raku, kuid ka kogu elusorganismi talitlus ja struktuuriline organisatsioon baseerub valkkompleksidel ning neis toimuvatel keemilistel muutustel. Elu pidevust garanteerib emaorganismilt (emarakult) järglastele (tütarrakkudele) ülekantav pärilikkuse (geneetiline) informatsioon, mis määrab valkude ehituse ja seega sünteesiprotsesside suuna. Informatsiooni- ehk valgu molekuli sünteesi programmi materiaalseks kandjaks on desoksüribonukleiinhape (DNA), täpsemalt teda moodustavate nukleotiidide järjestus. Viimane omakorda määrab aminohapete järjestuse sünteesitavas polüpeptiidahelas, s. o. valgu molekuli primaarse struktuuri.

Nukleiinhapete funktsiooni valgu biosünteesi protsessis iseloomustab skemaatiliselt joonis 28. Nukleiinhapped, kujutades endast lineaarseid polümeeride ahelaid, moodustuvad põhiliselt neljast nukleotiidist ühikust, mistõttu tuleb eeldada, et informatsioon realiseerub nimetatud nelja komponendi (adeniin-A, guaniin-G, uratsiil-U, tsütosiin-C) vahendusel, sõltudes nende järjestikusest paigutusest. Seetõttu võib öelda, et nukleiinhapete molekulaarne «keel» on üles ehitatud neljatähelise alfabeedi alusel.

DNA molekul kannab kaht põhifunktsiooni: 1) ta garanteerib raku pooldumisel iseenda taasmoodustumist ja sisaldab seetõttu tütarrakkudele edasiantavat informatsiooni, 2) sama informatsiooni kaudu mõjustab ta raku metaboolset talitlust. Viimati mainitud toime seisneb valgu molekuli fermentatiivsete omaduste regulatsioonis.

Nukleiinhapete tähtsuse detailsemal uurimisel valgu biosünteesi protsessis, eriti viimastel aastatel, on oluliselt konkretiseerunud nende tsentraalne osa aminohapete paigutamisel ja järjestumisel valgu molekuliks. Konstateeriti, et suhteliselt lühikesed transpordi-RNA molekulid (igaühes kuni 90 nukleotiidi) võivad, reageerides fermentatiivsel teel aminohapetega, moodustada RNA-aminohappe komplekse. Seejuures vastab igale aminohapele oma spetsiifiline s-RNA ja oma aktiveeriv ferment. Viimase spetsiifilisus seisneb selles, et ta toimib ainult ühesse aminoatsüül-adenülaadisse ja ühesse s-RNA-sse.

DNA molekuli replikatsioonil DNA-polümeraasi toimel (E. S. Kornberg) moodustuv uus m-RNA, sisaldades põhidesoksüribonukleiinhappele vastavat nukleotiidide programmi ehk informatsiooni, suundub valgu sünteesi regiooni — ribosoomi osakesele. Viimast iseloomustavad peaaegu sfääriline kuju ja molekulmass $4 \cdot 10^6$. Ribosoomi osakese pinnal seostub m-RNA (matriits) ja sellel s-RNA-aminoatsüüladenülaat-kompleks. Moo-



Joonis 28. Nukleiinhapete funktsioonid valgu biosünteesil. Joonisel vasakul on tähistatud aminohappe teekond sünteesiregiooni — ribosoomile. Paremalt — informatsiooni teekond.

dustunud polüpeptiidahelad eralduvad ribosoomilt ja koonduvad spetsiifilise valgu molekulideks.

Geneetilise koodi mõiste. Valkude koostisse kuulub umbes 20 erinevat polüpeptiidahelaisse koondunud aminohapet. Sageli ulatub omavahel kindlas, geneetiliselt määratud järjestuses valgu molekuliks seostunud aminohapete arv sadadesse. Seetõttu võib valgu molekuli võrrelda pika lausega, mis on kirjutatud keeles,

mille alfabeet koosneb 20 tähest. Niisuguse «lause» reprodutsiooni korral kantakse informatsioon spetsiaalsete vahendajate — informatsiooni-RNA-de kaudu rakutuumas paiknevatele geenidelt valgu biosünteesi piirkonda. Elusaine pärlikkuse ühikud — geenid — kujutavad endast osa DNA, üksikjuhtudel (viirustel) ka RNA makromolekulist.

Nukleiinhapped on neljast erinevast nukleotiidist moodustunud polinukleotiidahelad, kus ehituskomponendid (N-alused) paiknevad üksteisest teatavate kindlate vahekaugustega; kuid erineva järjestusega. Viimases, s. o. N-aluste järjestuses DNA molekulis, realiseerubki geneetiline informatsioon. Järelikult võib kodeerimise probleemi taandada küsimusele sellest, kuidas määrata 20 aminohappe paigutust valgu molekulis nelja aluse järjestusega nukleiinhappes. Nimetatud küsimuste lahendamisel on viimastel aastatel tähelepanuväärset edu saavutatud, eriti M. W. Nirenbergi, S. Ochoa ja jt. töedes.

Arvestades seda, et erinevate aminohapete arv valgu molekulis on keskmiselt 20, saab kõige lihtsam, ühe aminohappe lokaliseerimise määrav šifffer olla kolmetäheline, nn. triplett, mis omakorda annab kodeerimiseks mitte täpselt 60, vaid 64 ($4 \times 4 \times 4$) võimalust, kuivõrd «tähtede» arv DNA molekuli koodis on neli — A, G, C ja T (adeniin, guaniin, tsütosiin ja tümiin). Nii vastab alaniinile triplett CCG, tsüsteiinile UUG, histidiinile ACC, metioniinile UGA jne. Uurimistöös sünteetiliste, teadaoleva N-aluste järjestusega ribonukleiinhapete kasutamisel selgus, et kuigi aminohapetele vastavad kolmetähelised šifrid, sisaldavad enamikule aminohapetele vastavad tripletid ainult kahte erinevat N-alust.

Elusa raku eksisteerimiseks vajalikku valkude täpset hulka praegu veel ei teata, ligikaudu on see määratav mõnesajaga. Tüüpiline valgu molekul kujutab endast ligikaudu 200-st omavahel kindlas järjestuses paiknevast aminohappest koosnevat ahelat. Iga valk sisaldab reeglipäraselt kõiki 20 aminohapet või enamiku neist. Kood iga valgu jaoks lokaliseerub ühes geenis. Ühe 200-st aminohappe jäägist koosneva valgu kodeerimiseks peab geen seega sisaldama vähemalt 200 šifrit (koodi sõna), mis kokku moodustab 600 järjestikku paigutatud N-alust. Seni pole osutunud võimalikuks selgitada N-aluste täielikku järjestust mingis geenis. Kõige väiksemates jagunemisvõimelistes struktuurides leidub kuni mõnisada geeni, bakterites on neid kuni 1000, inimese rakkudes kuni 1 000 000. Kogu informatsiooni valik iga organismi jaoks kujuneb munaraku ühinemise tulemusena spermatosoidiga viljastumisprotsessis. Loote kasvades allub see edasisele miljarditekordele täpsel organisatsioonil põhinevale jagunemisele.

Koevalkude hüdrolüüs, mis iseloomustab valkude ainevahetuse teist külge, kulgeb paralleelselt sünteesiga. Lõhustumisprotsessid

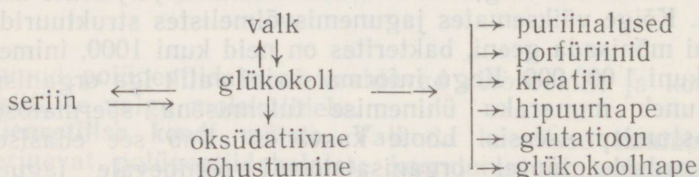
toimuvad elusas organismis kui ka isoleeritud ja steriilsetes tingimustes hoitud kudedes. Mõlemal juhul kutsuvad valkude lagunemist esile kudedes esinevad proteolüütiliste fermentide süsteem, mis moodustub mitmetest pepsiiniga, trüpsiiniga ja polüpeptidaasidega sarnanevatest fermentidest — katepsiinidest. Kudede lagunemist oma enda fermentide toimel nimetatakse **autolüüsiks**. Katepsiinide aktiivsus on suurim nõrgalt happelises keskkonnas (pH 4—5). Fermentisüsteemi talitluse regulatsioon toimub seoses rakusisese ainevahetuse aktiveerumisega või pidurdumisega, mis omakorda kaasneb orgaaniliste hapete hulga suurenemisega või vähenemisega ja sellekaudse keskkonna aktiivse reaktsiooni muutmiselega. Analoogiline protsess toimub ka intaktse organismi kudedes, alludes seejuures reguleerivate süsteemide suunavale juhtimisele.

Katepsiinide katalüütiline toime on aluseks mitte üksnes hüdrolyütilistele, vaid ka sünteetilistele protsessidele kudedes.

AMINOHAPETE SPETSIIFILINE AINEVAHETUS. BIOAKTIIVSETE METABOLIITIDE MOODUSTUMINE

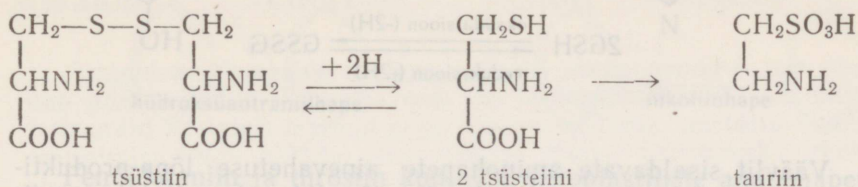
Valkude ainevahetuses, molekulide lõhustumisel tekib vabu aminohappeid ja peptiide, mis omavahel reageerides või mitmesugustele mõjustustele alludes moodustavad rohkesti spetsiifilisi ühendeid. Sel viisil sünteesitakse organismi ainevahetuse vajadusteks biokatalüsaatoreid, mis metaboliitidena kuuluvad kudede ehitusaine koostisse ja alluvad sageli uute reaktsioonide substraatidena edasistele muutustele. Aminohapete ainevahetuse produktidena tekivad hormoone, vitamiine, pigmente jt. ühendeid. Mõned aminohapped moodustavad spetsiifilisi ühendeid, reageerides orgaaniliste hapete, aluste ja sooladega. Alljärgnevalt kirjeldatakse mõnede aminohapete transformeerumise teid.

Glükokoll (glütsiin) kuulub derivaatide moodustamise võime poolest produktiivsemate aminohapete hulka. Ta võib ise tekkida tsüsteiinist, treoniinist ja seriinist. Seejuures on glükokoll lähtena rakendatav mitmete ühendite moodustamisel. Tema käibe tähtsamaid etappe iseloomustab järgmine skeem:

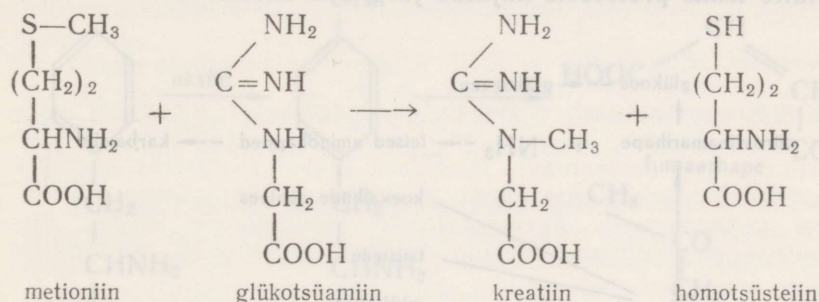


Tsüstiini, tsüsteiini ja metioniini kui väävlit sisaldavate aminohapete ainevahetus on omavahel tihedalt seotud. Tsüsteiin moodustub

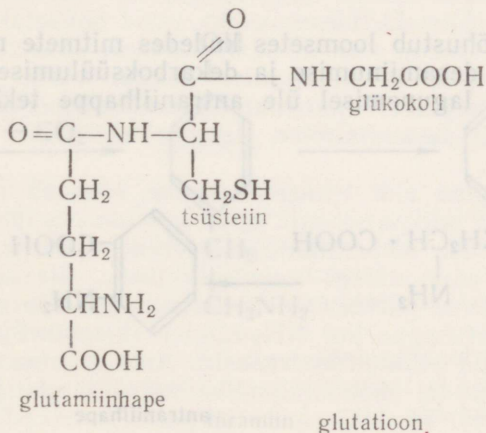
dustub organismis metioniinist ja seriinist. Tsüstiin ja tsüsteiin võivad teineteiseks kergesti üle minna; ümbermoodustumise ühe olulisema lõpp-produktina tekib tauriin:



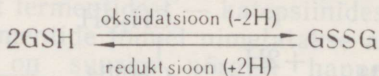
Metioniin on tuntud metüülrühma donaatoriga, kusjuures moodustuvad aminohape homotsüsteiin ja metüülrühma aktsepteeritud ühend (kreatiin, koliin jne.).



Tsüsteiini (resp. tsüstiini) ainevahetusel baseerub ka redoks-katalüsaatorina talitleva tripeptiidi — glutatiooni — moodustumine:

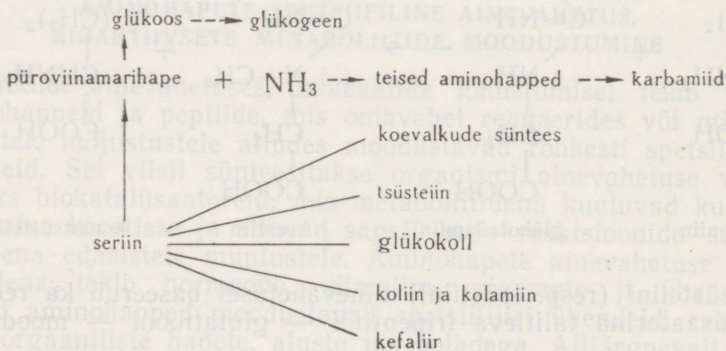


Glutatioon võib redoksreaktsioonides üle minna disulfiidivormi või uuesti redutseeruda, millel põhineb tema katalüütiline toime.

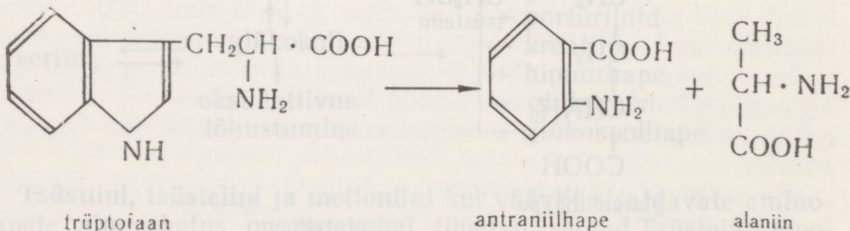


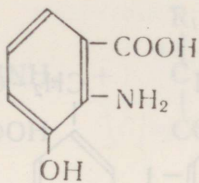
Väävlit sisaldavate aminohapete ainevahetuse lõpp-produktidena moodustuvad anorgaanilised sulfaadid, mis eritatakse uriiniga, ja orgaanilised väävelhappe estrid. Viimaseid sünteesitakse organismis toksiliste ainete (fenool, indoksüül jt.) mürgitustamise otstarbel.

Seriini muutumist ainevahetuses ja tema osa mitmesuguste ühendite tekke protsessis kujutab järgmine skeem:

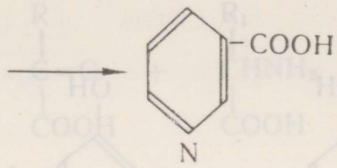


Trüptofaan lõhustub loomsetes kudedes mitmete reaktsioonide kaudu. Tavalise desamiinamise ja dekarboksüülmise kõrval võivad trüptofaani lagunemisel üle antraniilhappe tekkidaalaniin ja nikotiinhape:



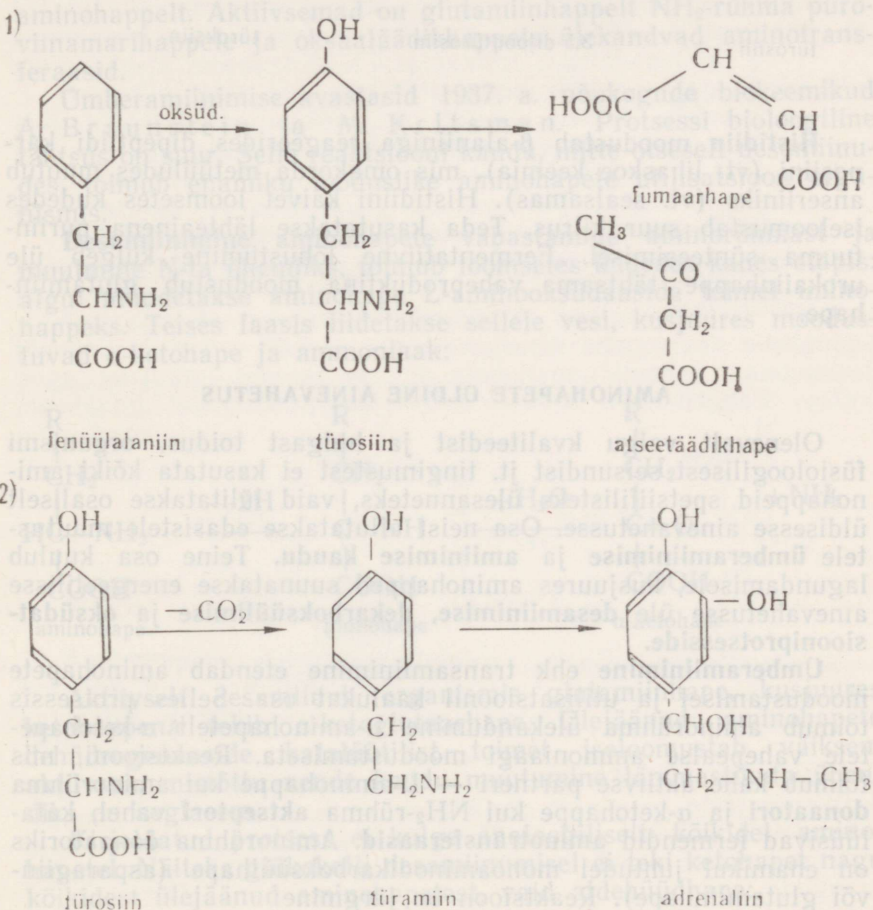


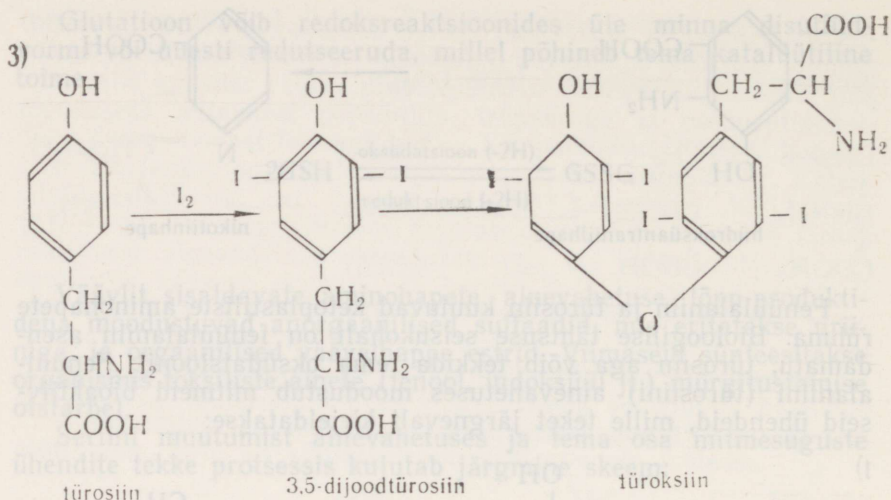
hüdroksüantraniilhape



nikotiinhape

Fenüülalaniin ja türosiin kuuluvad ketoplastiliste aminohapete rühma. Bioloogilise tähtsuse seisukohalt on fenüülalaniin asendamatu, türosiin aga võib tekkida tema oksüdatsioonil. Fenüülalaniini (türosiini) ainevahetuses moodustub mitmeid bioaktiivseid ühendeid, mille teket järgnevalt kirjeldatakse:



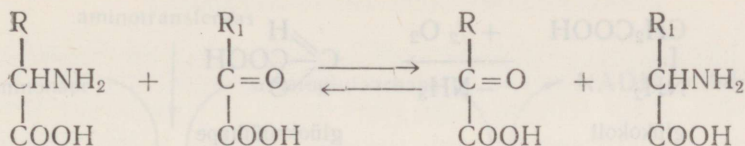


Histidiin moodustab β -alaniiniga reageerides dipeptiidi karnosiini (vt. lihaskoe keemia), mis omakorda metüüludes muutub anseriiniks (vt. sealsamas). Histidiini käivet loomsetes kudedes iseloomustab suur kiirus. Teda kasutatakse lähteainena puriintuuma sünteesimisel. Fermentatiivne lõhustumine kulgeb üle urokaiinhappe; tähtsama vaheproduktina moodustub glutamiinhape.

AMINOHAPETE ÜLDINE AINEVAHETUS

Olenevalt valgu kvaliteedist ja hulgast toidus, organismi füsioloogilisest seisundist jt. tingimustest ei kasutata kõiki aminohappeid spetsiifilisteks ülesanneteks, vaid lülitatakse osaliselt üldisesse ainevahetusse. Osa neist allutatakse edasistele muutustele **ümberamiinimise** ja **amiinimise kaudu**. Teine osa kuulub lagundamisele, kusjuures aminohapped suunatakse energeetilisse ainevahetusse üle **desamiinimise, dekarboksüülimise** ja **oksüdatsiooniprotsesside**.

Ümberamiinimine ehk transamiinimine etendab aminohapete moodustamisel ja utilisatsioonil kaalukat osa. Selles protsessis toimub aminorühma ülekandumine L-aminohapetelt α -ketohapetele vahepealse ammoniaagi moodustumiseta. Reaktsiooni, mis toimub kahe aktiivse partneri — L-aminohappe kui aminorühma **donaatori** ja α -ketohappe kui NH_2 -rühma **aktseptori** vahel, katalüüsivad fermentid **aminotransferaasid**. Aminorühma donatoriks on enamikul juhtudel monoaminodikarboksüülhape (asparagiinivõi glutamiinhape). Reaktsioon on järgmine:

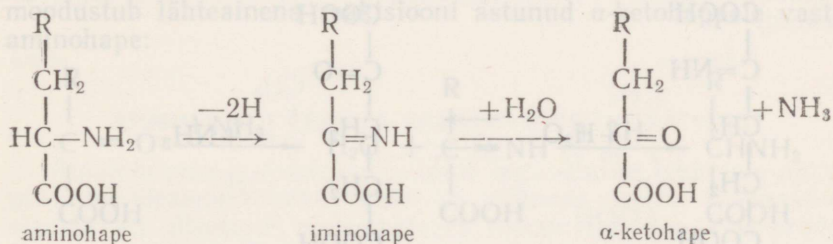


Aminotransferaaside mittevõlguliseks komponendiks, mis etendab aminorühma ülekandja osa, on **fosfopüridoksaal**. Nimetatud ferendid on laialt levinud kogu elusas looduses, mistõttu ümberamiinimist tuleb pidada ainevahetuse üheks tähtsamaks reaktsiooniks. Näiteks alluvad ümberamiinimisele mitte ainult aminohapped, vaid ka aminohapete amiidid — glutamiin ja asparagiin.

Aminoferaase iseloomustab selgesti avalduv spetsiifilisus: iga aminoferaas katalüüsib NH₂-rühma ülekandmist ainult teatavalt aminohappelt. Aktiivsemad on glutamiinhappelt NH₂-rühma püroviinamarihappele ja oksaaläädikhappele ülekandvad aminotransferaasid.

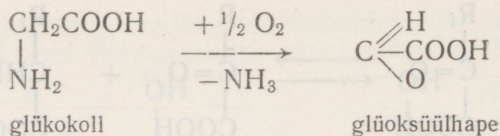
Ümberamiinimise avastasid 1937. a. nõukogude biokeemikud A. Braunstein ja M. Kritsman. Protsessi bioloogiline tähtsus on suur. Selle reaktsiooni kaudu, mitte otseselt desamiinudes, toimub enamiku looduslike aminohapete utilisatsioon organismis.

Desamiinimine, aminohapete vabastamine aminorühmast ja muutmine N-ta ühendiks, toimub loomsetes kudedes kahes etapis: algul muudetakse aminohape L-aminooksüdaaside toimel iminohappeks. Teises faasis liidetakse sellele vesi, kusjuures moodustuvad α-ketohape ja ammoniaak:



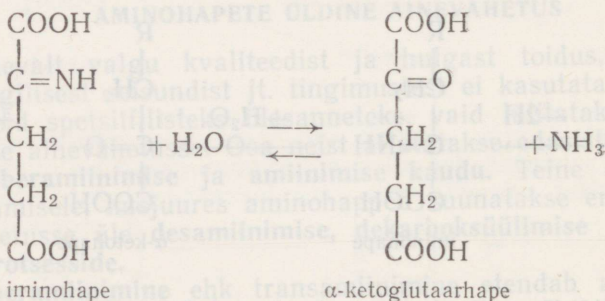
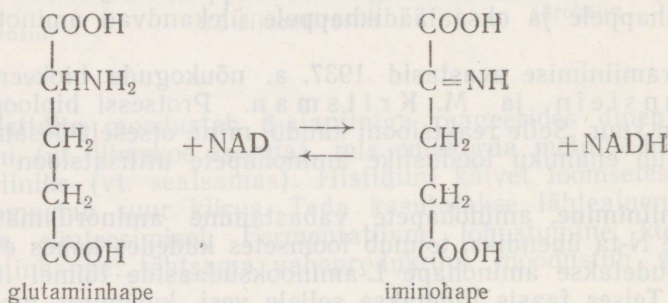
Aktiivselt desamiinub organismis glutamiinhape, kusjuures ketohappena tekib α-ketoglutaarhape. Ülejäänud aminohapete dehüdrogenaaside katalüütilist toimet iseloomustab väiksem aktiivsus, mistõttu nende kaudu muutumine lämmastikuta ühendiks on aeglasem.

Kirjelatud protsess ei kulge analoogiliselt kõikidel aminohapetel. Näiteks glükokolli desamiinimisel ei teki ketohapet nagu kõikidest ülejäänud aminohapetest, vaid aldehüüdhape:

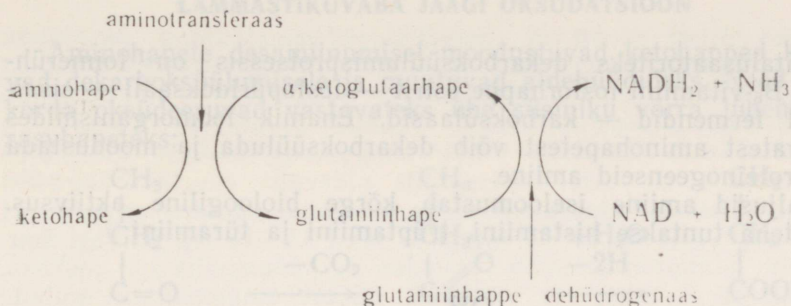


Peale ülalkirjeldatud oksüdatiivse desamiinimise võib aminohapete muutumine lämmastikuta ühendiks toimuda taandamise, hüdrolüüsi või nn. intramolekulaarse desamiinimise kaudu. Loetletud protsesside tähtsus on organismis väiksem.

Tähtsaim oksüdatiivset desamiinimist katalüüsiv ferment on glutamiinihappe dehüdrogenaas, mille toimel glutamiinhape muutub α -ketoglutaarhappeks.



Kuigi kirjeldatud reaktsioon seda katalüüsiva fermenti spetsiifilisuse tõttu on ainult glutamiinihappele iseloomulik, moodustub sel teel, kuivõrd antud protsessis tekib seos desamiinimise ja transamiinimise vahel, enamik desamiinimisel vabanevast ammoniaagist:



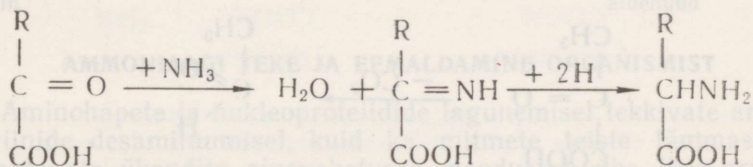
Ulaltoodud reaktsioonide tsükliks vabanev ammoniaak sünteesitakse maksas kusiaineks või kasutatakse glutamiini moodustamisel glutamiinhappest. Glutamiinhappe dehüdrogenaaside poolt katalüüsivate reaktsioonide pöördumus võimaldab desamiinimise kombineerumist transamiinimisega, vaba NH_3 fikseerimist ja aminohapete moodustumist vastavatest α -ketohapetest.

Desamiinimise lõpp-produktina moodustuv lämmastikuvaba jääk lülitatakse ainevahetusse ühistel alustel süsivesikute või rasvade ainevahetuses tekkinud identsete ühenditega.

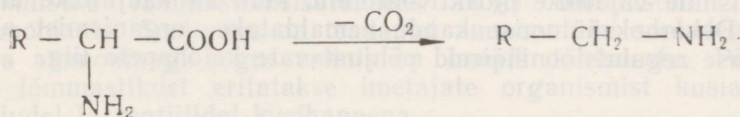
Oksüdatiivne desamiinimine toimub põhiliselt maksas, vähe- mas ulatuses neerudes, soole limaskestas ja teistes organites.

Reduktiivne amiinimine on protsess, kus moodustuvad amino- happed nende desamiinimise produktidest — α -ketohapetest ja ammoniaagist.

Aminohapete resüntees nimetatud komponentidest toimub tõenäoliselt kahes järgus: algul reageerib ammoniaak α -ketohap- pega, kusjuures tekivad vesi ja iminohape. Viimase taandumisel moodustub lähteainena reaktsiooni astunud α -ketohappele vastav aminohape:

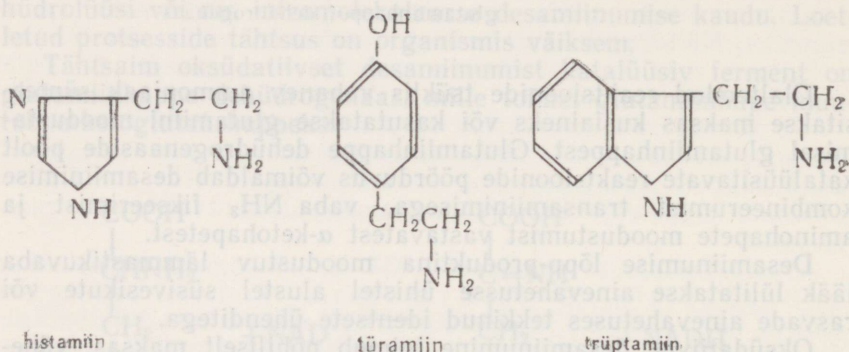


Aminohapete dekarboksüülumine seisneb aminohappe kar- boksüülrühma lagunemises ja vastava amiini moodustumises, kusjuures eraldub süsihappegaas. Protsessi avastas M. Nencki 1876. a.



Katalüsaatoriteks dekarboksüülumisprotsessis on toimerühmana B₆-vitamiini fosforhappe estrit — fosfopüridoksaali — sisaldavad ferendid — karboksülaasid. Enamik loomorganismides leiduvatest aminohapetest võib dekarboksüüluda ja moodustada nn. proteinogeenseid amiine.

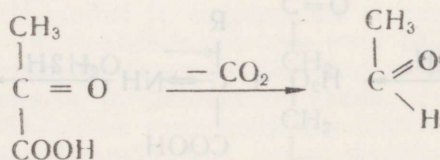
Paljusid amiine iseloomustab kõrge bioloogiline aktiivsus. Sellistena tuntakse histamiini, trüptamiini ja türamiini:



Mõned loomorganismis moodustuvatest amiinidest (putrestsiin, kadaveriin) on toksilise toimega.

Amiinid lõhustuvad aminooksüdaaside toimel aldehüüdideks, mis üle rasvhapete lülituvad üldisesse ainevahetusse.

Aminohapete kõrval võivad dekarboksüüluda ka ketohapped jt. ühendid:



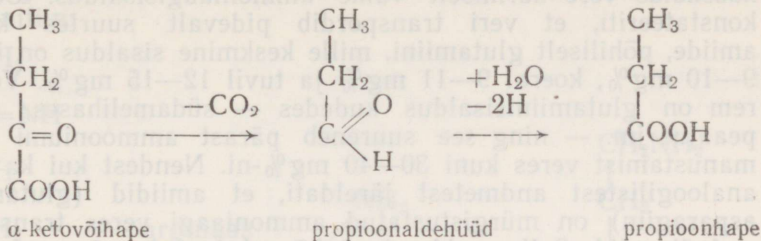
püroviinamarihape

atsetaldehüüd

Eelöeldust võib järeldada, et dekarboksüülumisel moodustub organismile vajalikke bioaktivaatoreid, kuid ka kahjulikke ühendeid. Dekarboksüülumise kaudu eemaldatakse organismist ainevahetuse regulatsioonihäireid põhjustavate ketohapete liig.

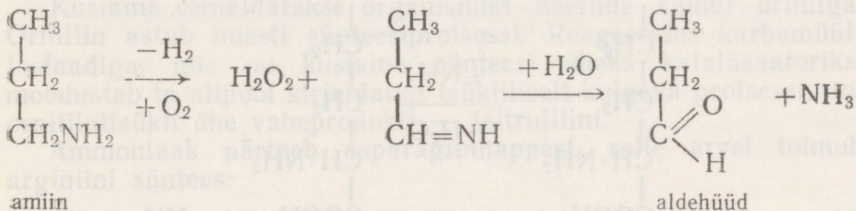
LÄMMASTIKUVABA JÄÄGI OKSÜDATSIOON

Aminohapete desamiinimisel moodustuvad ketohapped kuuluvad dekarboksüülumisele ja muutuvad aldehüüdideks. Need omakorda oksüdeeruvad vastavateks ühe süsiniku võrra lühemateks rasvhapeteks:



Paarisarvulisi süsiniku aatomeid sisaldavad rasvhapete ahelad lagunevad edasi β -oksüdatsiooni korras ja lülituvad atsetüül-KoA molekulidena trikarboolhapete tsükklisse. Teised, näiteks propioonhape, suunatakse samasse vahetult pärast nende hapendumist püroviinamarihappeks, kus nad oksüdeeruvad CO_2 ja H_2O tekkimiseni.

Amiinid oksüdeeruvad aminooksüdaaside juuresolekul aldehüüdideks, need muutuvad edasi rasvhapeteks ja oksüdeeruvad eelkirjeldatud viisil lõpp-produktideks trikarboonhapete tsükklis:



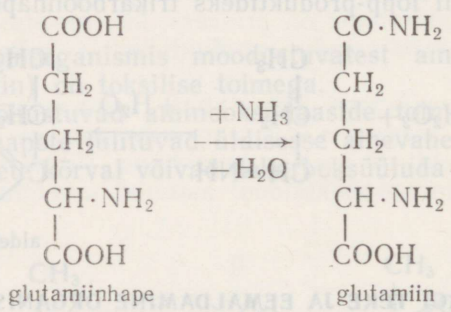
AMMONIAAGI TEKE JA EEMALDAMINE ORGANISMIST

Aminohapete ja nukleoproteiidide lagunemisel tekkivate aminopuriinide desamiinimisel, kuid ka mitmete teiste lämmastikku sisaldavate ühendite ainevahetuses moodustub ühe lõpp-produktina ammoniaak. Selle, suurema kontsentratsiooni korral organismile toksilise ainevahetusprodukti mürgistustamine ja kõrvaldamine kudedest toimub mitmete looma ainevahetuse iseärasustest tulenevate spetsiifiliste fermentatiivsete mehhanismide kaudu.

Iga 100 g valgu lagunemisel loomorganismis (arvestades selle keskmiseks lämmastikuisalduseks 16%) moodustub 19,4 g ammoniaaki. Seejuures on teada, et ammooniumi sooladega eritava ammoniaagi kogus uriinis on hoopis tähtsusetu. Põhiline osa lämmastikust eritatakse imetajate organismist kusiainena, lindudel ja reptiilidel kusihapena.

Veel hiljuti arvati, et ammoniaagi eemaldamise peamiseks teeks imetajatel on kusiaine süntees, kusjuures kudedes moodustuv ammoniaak transporditakse vere kaudu karbamiidi moodustamise tsentrumisse — maksa. Toodud arvamusega pole aga kooskõlas vere äärmiselt väike ammoniaagisisaldus. Seejuures konstateeriti, et veri transpordib pidevalt suurtes kogustes amiide, põhiliselt glutamiini, mille keskmine sisaldus on inimesel 9—10 mg%, koeral 9—11 mg% ja tuvil 12—15 mg%. Veel suurem on glutamiinisaldus kudedes — südamelihases, maksas, peaaegu jm. — ning see suureneb pärast ammoniumi soolade manustamist veres kuni 30—40 mg%-ni. Nendest kui ka teistest analoogilistest andmetest järeldati, et amiidid (glutamiin ja asparagiin) on mürgistustatud ammoniaagi veres transporditavad ühendid. Selle mehhanismi kõrval tuntakse loomorganismis veel teist fermentatiivset teed ammoniaagi detoksifitseerimisel — tema sidumist valkude karboksüülrühmadega. Öeldu tõestamiseks tuuakse andmeid (D. Ferdman, S. Epstein), mille kohaselt kudedes ja organite valgud sisaldavad nn. amiidset lämmastikku.

Eelkirjeldatud amiidide süntees, kuid ka ümberamiinimisprotsess, kus seotakse vaba ammoniaaki, osutuvad organismi ammoniaagi toksilise mõju vastu kaitsvaks primaarseks mehhanismiks. Ammoniaagi sidumine glutamiinhappega toimub järgmiselt:



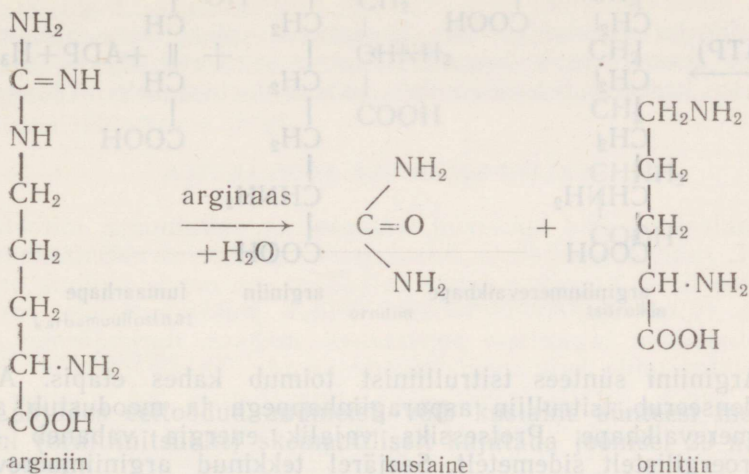
Analoogiline on asparagiini moodustumine asparagiinhappest.

Kusiaine süntees imetajate, amfiibide ja kalade maksas on järelikult ammoniaagi mürgistustumise ja organismist eemaldumise protsessi viimne etapp. Kusiaine moodustamisel kasutatakse mitte ainult vaba ammoniaaki, nagu arvati varem, vaid ka mitmesuguste orgaaniliste ühendite aminorühmi, kusjuures need eelnevalt ei tarvitse üle minna ammoniaagiks.

Kusiaine sünteesi mehhanismi selgitamisel on pikk ajalugu, mis algab kusiaine avastamisega uriinis 1773. a. Praegu üldiselt tuntud kujul formuleerisid selle sünteesi teooria 1932. a. H. A. Krebs ja K. Henseleit, mille kohaselt kusiaine moodustamisest võtavad osa aminohapped arginiin, ornitiin ja tsitrulliin ning põhilise fermentina arginaas. Viimastel aastatel on ülal-

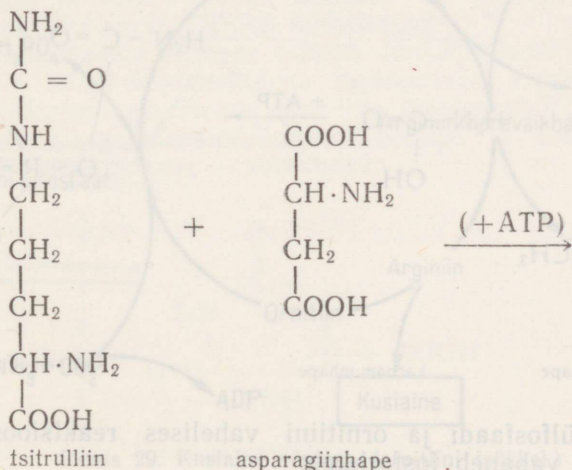
nimetatud teooriat, mida tuntakse Krebsi-Henseleiti tsükli nimetuse all, täpsustatud vastavalt uusimatele andmetele ammoniaagi käibe kohta loomorganismis.

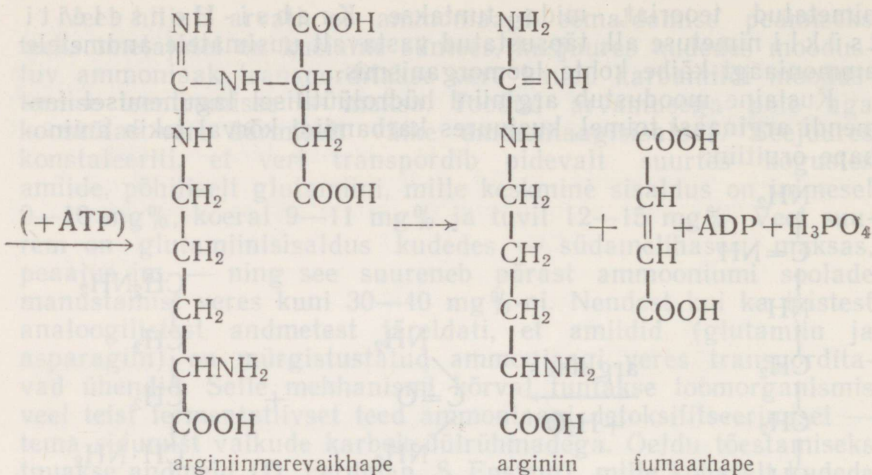
Kusiaine moodustub arginiini hüdrolüütilisel lagunemisel fermenti **arginaasi** toimel, kusjuures karbamiidi kõrval tekib aminosahhariid:



Kusiaine eemaldatakse organismist neerude kaudu uriiniga. Ornitiin astub uuesti sünteesiprotsessi. Reageerides karbamiidfosfaadiga, mis on kusiaine sünteesi üheks katalüsaatoriks, moodustab ta allpool kirjeldatud tsükliiselt kulgeva protsessi, nn. ornitiinitsükli ühe vaheprodukti — tsitrulliini.

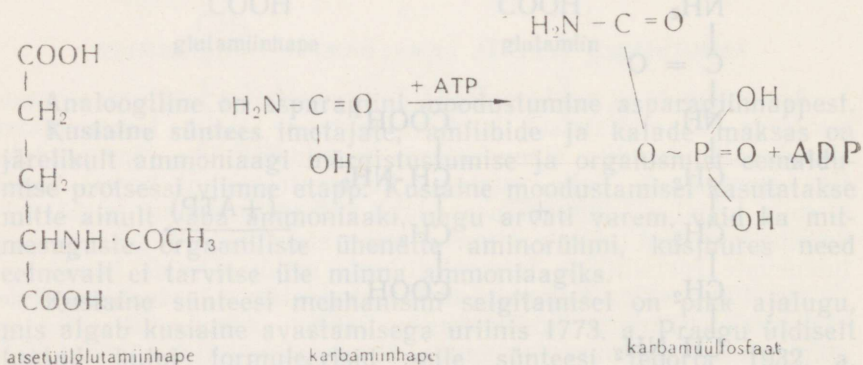
Ammoniaak pärineb asparagiinhapest, selle arvel toimub arginiini süntees:



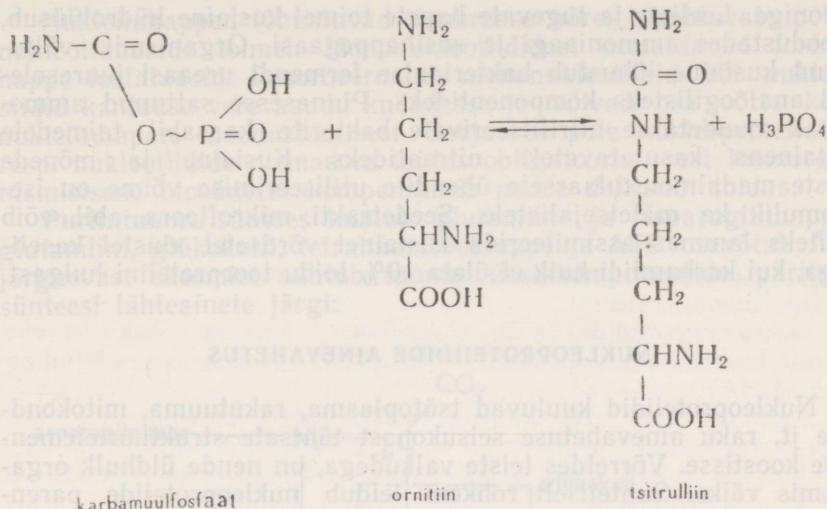


Arginiini süntees tsitrulliinist toimub kahes etapis. Algul kondenseerub tsitrulliin asparagiinhappega ja moodustub arginiinmerevaikhape. Protsessiks vajalik energia vabaneb ATP makroergilistelt sidemetelt. Seejärel tekkinud arginiinmerevaikhape laguneb arginiiniks ja fumaarhappeks. Viimane kuulub üle oksaaläädikhappe ümberamiinimisele asparagiinhappeks, mis omakorda astub uuesti eelkirjeldatud reaktsiooni.

Tsitrulliini moodustamisest ornitiinist, kus kasutatakse ATP-It vabanevat energiat, võtavad osa **atsetüülglutamiinhape** ja **karbamüülfosfaat**. Viimane tekib karbamiinhappe ja ATP vahelises reaktsioonis:

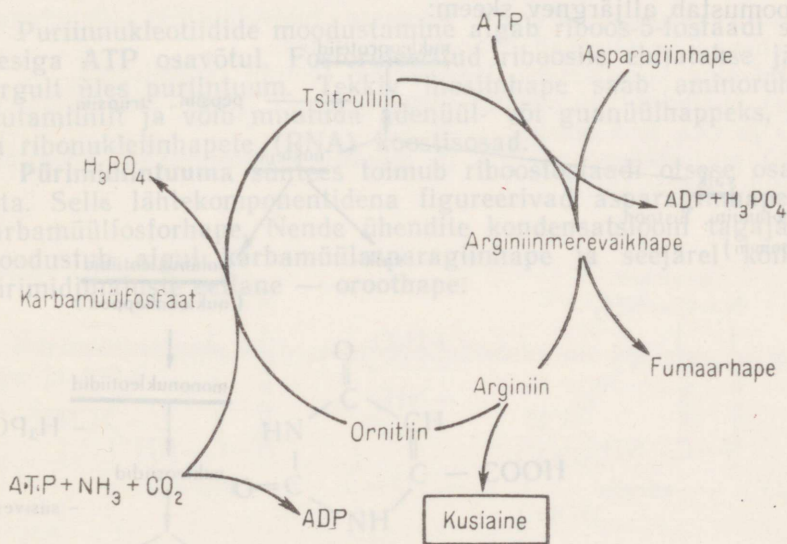


Karbamüülfosfaadi ja ornitiini vahelises reaktsioonis tekib tsitrulliin ja vabaneb fosforhape:



Lähtudes eeltoodud andmeist, võib kusiaine sünteesi mehhanismi (ornitiinitsükli) skemaatiliselt kujutada joonisel 29 näidatud viisil.

Kusiaine on valge kristalne, vees ja alkoholis hästi lahustuv, eetris lahustumatu aine. Tema vesilahused on neutraalse reakt-



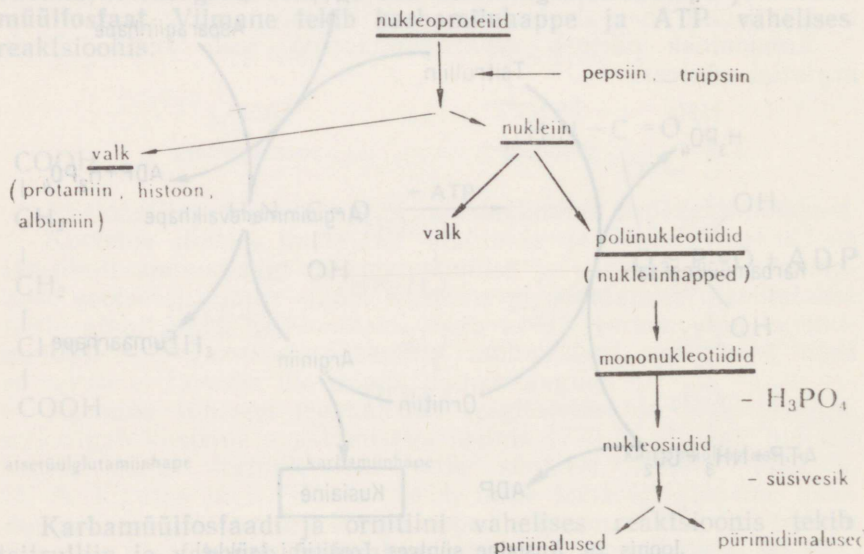
Joonis 29. Kusiaine süntees (ornitiini tsükkel.)

sooniga. Leeliste ja tugevate hapete toimel kusiaine hüdrolüüsib, moodustades ammoniaagi ja süsihappegaasi. Organismist väljutatud kusiaine lõhustub bakteriaalse fermendi ureaasi juuresolekul anoloogilisteks komponentideks. Pinnasesse sattunud ammoniaak muudetakse nitrifitseerivate bakterite kaasabil taimedele toitainena kasutatavateks nitraatideks. Kusiaine ja mõnede teiste madalmolekulaarsete ühendite utiliseerimise võime on iseloomulik ka mäletsejalistele. Seedetrakti mikroflora abil võib näiteks lammas assimileerida kusiainet võrdsetel alustel kaseiiniga, kui karbamiidi hulk ei ületa 10% toidu toorproteiini hulgast.

NUKLEOPROTEIIDIDE AINEVAHETUS

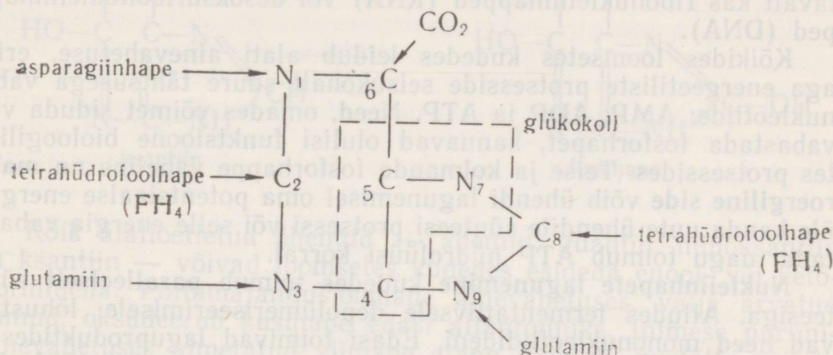
Nukleoproteiidid kuuluvad tsütoplasma, rakutuuma, mitokondrite jt. raku ainevahetuse seisukohast tähtsate struktuurielementide koostisse. Võrreldes teiste valkudega, on nende üldhulk organismis väike. Suhteliselt rohkem leidub nukleoproteiide parenhüümatoossetes organites: pankreases, maksas, harknäärmes jm. Spermatoosidide kuivainest moodustavad nukleoproteiidid 50—80%. Nende lokaliseerimine raku ainevahetuse tsentrumites ja kontsentreerumine elutähtsates kudedes tuleneb nukleoproteiidide limiteerivast osast elusa aine eksistentsi seisukohalt. On tõestatud nukleoproteiidide osavõtt loomade kasvu- ja reproduktsiooni protsessidest ning koevalkude sünteesist.

Nukleoproteiidide lõhustumist seedetraktis, mis mehhanismilt on mõningal määral analoogiline teiste proteiidide lõhustumisega, iseloomustab alljärgnev skeem:



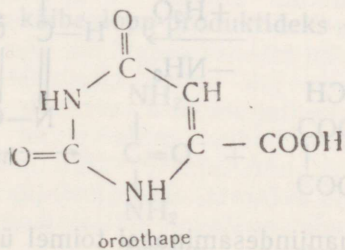
Nukleiinhapped lõhustuvad pankrease nõres sisalduvate polü-nukleotidaaside toimet. Mononukleotiididest eemaldavad fosforhappe fosfataasid. Resorbeerunud mononukleotiidid või nukleosiidid kantakse vere kaudu kudedesse ja võivad osa võtta koenukleiinhapete moodustamisest. Seejuures pole nukleoproteiidide resp. nukleotiidide olemasolu toidus obligatoorne, sest loomorganismisisene biosüntees kompenseerib nende defitsiidi toidus.

Puriintuuma süntees toimub glutamiin- ja asparagiinhappe, glutamiini, glükokolli, tetrahüdrofoolhappe ja ATP osavõtul. Alljärgnevast skeemist nähtub tuuma üksikkomponentide päritolu sünteesi lähteainete järgi:



Puriinnukleotiidide moodustamine algab riboos-5-fosfaadi sünteesiga ATP osavõtul. Fosforüleeritud riboosile ehitatakse järkjärgult üles puriintuum. Tekkiv inosiinhape saab aminorühma glutamiinilt ja võib muutuda adenüül- või guanüülhappeks, mis on ribonukleiinhapete (RNA) koostisosad.

Pürimidiintuuma süntees toimub riboosfosfaadi otsese osavõtuta. Selle lähtekomponentidena figureerivad asparagiinhape ja karbamüülfosforhape. Nende ühendite kondensatsiooni tagajärjel moodustub algul karbamüülasparagiinhape ja seejärel kõikide pürimidiinaluste eellane — oroothape:



Viimane kondenseerub fosforüleeritud riboosiga ja dekarboksüüludes moodustab mononukleotiidi — uridüülhappe.

DNA (desoksüribonukleiinhapete) moodustumisel on süsivesiku desoksüriboosi lähteaineks glütseriinaldehüüd-3-fosfaat ja atsetaldehüüd. Puriinnukleotiidide süntees on analoogiline RNA ehituskomponentide — mononukleotiidide tekkega. Ühiste printsiipide alusel, kuni oroothappe moodustumiseni, toimub ka pürimidiinaluste süntees. Need astuvad reaktsiooni desoksüriboos-5-fosfaadiga, kusjuures tekivad tsütosiini sisaldavad mononukleotiidid. Viimased võivad olla aluseks teiste pürimidiinnukleotiidide moodustumisel.

Mononukleotiidide polümerisatsiooni tulemusena tekivad vastavalt kas ribonukleiinhapped (RNA) või desoksüribonukleiinhapped (DNA).

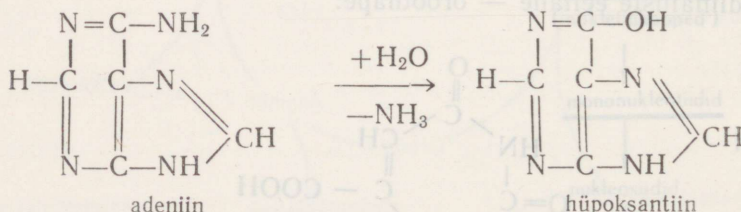
Kõikides loomsetes kudedes leidub alati ainevahetuse, eriti aga energeetiliste protsesside seisukohalt suure tähtsusega vabu nukleotiide: AMP, ADP ja ATP. Need, omades võimet siduda või vabastada fosforhapet, kannavad olulisi funktsioone bioloogilistes protsessides. Teise ja kolmanda fosforhappe vaheline nn. **makroergiline side** võib ühendi lagunemisel oma potentsiaalse energia üle kanda uute ühendite sünteesi protsessi või selle energia vabastada, nagu toimub ATP hüdrolüüsi korral.

Nukleiinhapete lagunemine kudedes toimub paralleelselt sünteesiga. Alludes fermentatiivsele depolümeriseerimisele, lõhustuvad need mononukleotiidideni. Edasi toimivad laguproduktidesse nii spetsiifilised nukleotidaasid kui ka mittespetsiifilised fosfaataasid, kusjuures eraldub fosforhape ja moodustuvad nukleosiidid (N-alus+pentoos). Pärast viimaste hüdrolüütilist lõhustumist vabanevad koostisosad N-alus ja pentoos.

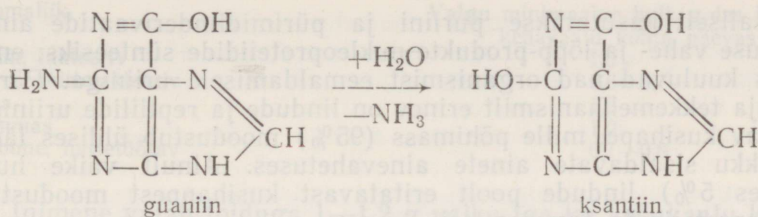
Edasine koostisosade lagunemine toimub järgmiselt:

a) D-riboos oksüdeerub analoogiliselt teiste süsivesikutega H₂O ja CO₂ tekkimiseni;

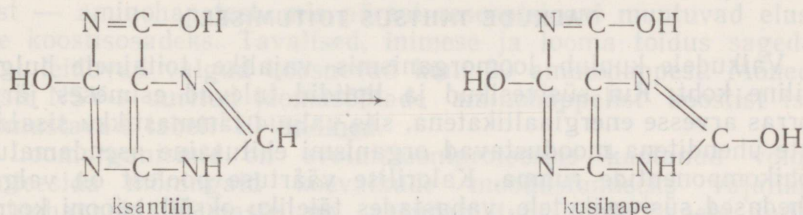
b) puriinalused adeniin ja guaniin desamiinuvad; adeniinist tuletub hüpoksaantiin:



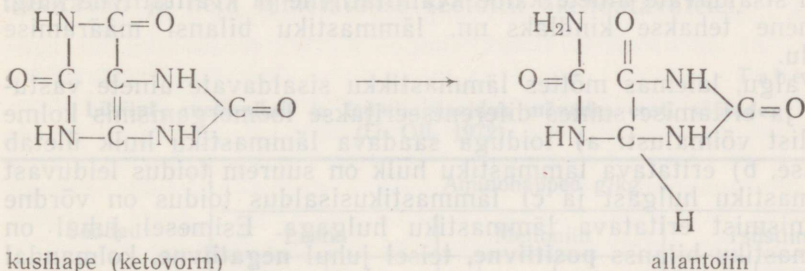
Guaniin läheb guaniindesaminaasi toimel üle ksantiiniks:



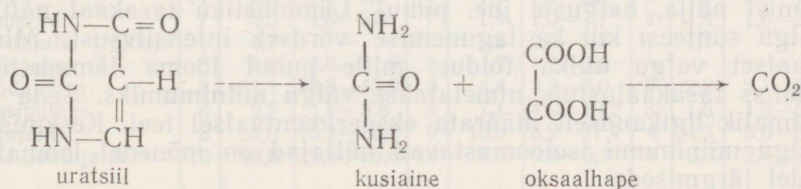
Ksantiiniks ja seejärel kusihaapeks oksüdeerub ka hüpoksantiin:



Kõik ülalloeletud ühendid — adeniin, guaniin, hüpoksantiin ja ksantiin — võivad loomsetes kudedes esineda enool- või ketovormidena. Põllumajandusloomade ainevahetuses, välja arvatud linnud, oksüdeerub kusihaape edasi allantoiiniks. Inimese puriini-ainevahetuses nimetatud viimane etapp puudub, mistõttu eritusproduktiks on kusihaape.



Pürimidiinaluste käibe lõpp-produktideks on kusiaine, oksaalhaape ja CO₂.



Osaliselt kasutatakse puriini ja pürimidiinderivaatide ainevahetuse vahe- ja lõpp-produkte nukleoproteiidide sünteesiks; enamikus kuuluvad nad organismist eemaldamisele uriiniga. Päritolult ja tekkemehhanismilt erinev on lindude ja reptiilide uriiniga eritatav kusihape, mille põhimass (95%) moodustub üldises lämmastikku sisaldavate ainete ainevahetuses. Ainult väike hulk (umbes 5%) lindude poolt eritatavast kusihappest moodustub nukleoproteiidide lagunemisel.

VALKUDE TÄHTSUS TOITUMISEL

Valkudele kuulub loomorganismis vajalike toitainete hulgas eriline koht. Kui süsivesikud ja lipiidid tulevad esimeses järjekorras arvesse energiaallikatena, siis valgud lämmastikku sisaldavate ühenditena moodustavad organismi ehitusaine asendamatu põhikomponentide rühma. Kalorilise väärtuse poolest on valgud lähedased süsivesikutele, vabastades täieliku oksüdatsiooni korral 4,3 kcal (SI süsteemis $18 \cdot 10^3$ J) 1 g kohta. Arvestades seda, et eluavaldused on seotud valkude kulutusega kas koe koostisosade reparatsiooniks, biokatalüsaatorite moodustamiseks vm., vajavad heterotroofsed organismid pidevalt toidu koostises aineid lõhustusprotsesside kompenseerimiseks või uute kudede ehitamiseks. Organismi normaalse talitluse ja maksimaalse jõudluse saavutamiseks tuleb seetõttu garanteerida a) toiduvalgu optimaalne hulk ja b) valgu nõuetekohane koostis. Selleks selgitatakse lämmastikku sisaldavate ainete käibe kvantitatiivne ja kvalitatiivne külg. Esimene tehakse kindlaks nn. lämmastiku bilansi määramise kaudu.

Valgu, laiemas mõttes lämmastikku sisaldavate ainete vastuvõtu ja eritamise suhtes diferentseeritakse loomorganismis kolme põhilist võimalust: a) toiduga saadava lämmastiku hulk ületab erituse, b) eritatava lämmastiku hulk on suurem toidus leiduvast lämmastiku hulgast ja c) lämmastikusisaldus toidus on võrdne organismist eritatava lämmastiku hulgaga. Esimesel juhul on lämmastiku bilans **positiivne**, teisel juhul **negatiivne**, kolmandal juhul **tasakaalustatud**.

Positiivse lämmastiku bilansi korral suurenevad kehavalgu varud, nagu see on iseloomulik noorele kasvavale organismile. Negatiivne lämmastiku bilans peegeldab koevalkude hulga vähenemist nälja, haiguste jne. puhul. Lämmastiku tasakaal näitab valgu sünteesi kui ka lagunemise võrdset intensiivsust. Minimaalset valgu hulka toidus, mille puhul looma lämmastiku bilans tasakaalustub, nimetatakse **valgu miinimumiks**. Seda on võimalik ligikaudselt määrata eksperimentaalsel teel. Keskmised valgu miinimumi iseloomustavad näitajad on mõnedel loomaliikidel järgmised:

Lehm, lakteeriv	1,0
„ mittelakteeriv	0,6—0,7
Siga	1,0
Lammas	1,0
Hobune, mittetöötav	0,7—0,8

Inimene vajab toiduga 1—1,2 g valku iga kg kehakaalu kohta. Raske füüsilise või pingutava vaimse töö korral suureneb see 100—150 g-ni päevas.

Valkude bioloogiline väärtus sõltub nende ehituskomponentidest — aminohapetest, mis pärast resorptsiooni muutuvad elusa koe koostisosadeks. Tavalised, inimese ja looma toidus sagedamini leiduvad valgud koosnevad kuni 20 aminohappest. Mõnede Eesti NSV-s uuritud loomasöötdade aminohappelist koostist iseloomustavad tabeli 10 andmed.

Loomorganismid on evolutsiooniprotsessis kaotanud võime sünteesida mõningaid koevalkude moodustamiseks vajalikke aminohappeid. Viimaste, nn. asendamatute aminohapete hulka kuuluvad histidiin, lüsiin, trüptofaan, fenüülalaniin, metioniin, treoniin, leutsiin, isoleutsiin ja valiin. Nende tähtsus organismi toitumisel on võrdne vitamiinidega.

Mõningaid aminohappeid võivad loomorganismid osaliselt ise sünteesida. Nimetatud rühma aminohappeid, kuhu kuuluvad arginiin, glükokoll, tsüstiin ja türosiin, nimetatakse osaliselt asendatavateks. Aminohapete asendatavus sõltub looma liigist, vanusest jt. tingimustest. Ülejäänud aminohapped on organismis sünteesitavad ja neid nimetatakse seetõttu asendatavateks.

Tabel 10

Lüsiini-, metioniini- ja tsüstiinisisaldus mõnedes eesti söötades
(Ü. Oll, 1972)

Söödad	Aminohapped g/kg								
	Lüsiin			Metioniin			Tsüstiin		
	n	\bar{x}	ulatus	n	\bar{x}	ulatus	n	\bar{x}	ulatus
Oder	8	3,0	1,9—4,4	8	1,5	1,2—1,8	—	—	—
Söödajahu (oder)	3	4,5	3,4—5,6	4	1,6	1,5—2,0	2	0,6	0,4—0,8
Nisu	11	2,8	1,9—3,8	11	1,7	1,1—2,8	3	1,1	1,0—1,2
Nisukliid	7	5,5	4,6—6,8	7	1,4	1,0—1,7	4	1,4	1,0—2,0
Söödajahu (rukis)	1	4,1	—	2	1,2	0,6—1,8	1	1,7	—
Rohujahu	8	6,8	3,8—11,0	8	1,7	1,2—2,6	—	—	—
Söödapärm	8	31,1	24,8—43,9	8	4,4	3,2—5,0	3	2,3	2,1—2,6
Lössipulber	8	2,7	1,6—3,8	8	7,1	4,9—10,2	3	1,6	1,3—2,2
Kalajahu	8	24,0	15,2—35,2	9	13,9	8,2—17,4	4	4,3	3,0—5,2
Liha-kondijahu	10	29,8	16,6—55,6	10	4,3	2,9—5,1	4	2,8	2,4—3,2

Asendamatute aminohapete poolest on rikkad loomsed (piima, vere, liha) valgud, mistõttu neid nimetatakse **täisväertuslikeks** valkudeks. Taimse päritoluga (tera- ja kaunviljade) valkudes puudub üks või mitu asendamatut aminohapet ja need osutuvad organismi vajaduste seisukohast **mittetäisväertuslikeks**. Valkude bioloogiline väärtus sõltub järelikult asendamatute ja asendatavate aminohapete sisaldusest nende molekulis, kusjuures hindamisel tuleb arvestada loomaliikidevahelisi erinevusi. Näiteks kodulinnud vajavad asendamatute aminohapete kõrval arginiini ja glükokooli. Sigadele osutuvad sobivaks valgud, mis sisaldavad aminohappeid järgmisel hulgal (% kuivtoidust):

Lüsiin	0,60	Fenüülalaniin	1,14
Leutsiin	0,98	Treoniin	0,49
Arginiin	0,77	Metioniin	0,49
Valiin	0,72	Histidiin	0,31
Isoleutsiin	0,63	Trüptofaan	0,16

Mõnede aminohapete väljalülitamine toidust või nende omavaheliste kontsentratsioonisuhete muutmine halvendab ka ülejäänud aminohapete assimilatsiooni. Kui toiduks kasutada mitmesuguseid mittetäisväertuslikke valke, kompenseerivad nad üksteise aminohappelise koostise puudujääke vastastikku, mistõttu valkude segu bioloogiline väärtus on tavaliselt kõrgem kui puhastel valkudel. Samasugust mõju avaldab defitsiitsete aminohapete lisamine toidule.

Mäletsejalistel ei etenda toiduvalkude bioloogiline väärtus nii olulist osa kui teistel põllumajandusloomadel ja inimesel. Eesmagude mikrofloora on võimeline sünteesima paljusid, sealhulgas ka asendamatuid aminohappeid. Osa toiduvalku on nendel seetõttu võimalik asendada madalmolekulaarsete lämmastikku sisaldavate ainetega, näiteks karbamiidiga. Toidu aminohappeline koostis mäletsejalistel muutub toitainete liikumisel läbi seedetrakti ulatuslikult. Tekib uusi ja laguneb toidu koostises esinevaid aminohappeid. Seepärast määrab mitmekambriilise maoga loomadel valguainevahetuse kvalitatiivse külje mitte niivõrd toiduvalk kui eesmagude mikrofloora liigiline koosseis ja elutingimused.

VEE- JA MINERAALAINEVAHETUS

Veevahetus. Täiskasvanud loomorganismis moodustab vesi umbes $\frac{2}{3}$ kehakaalust. Vee jaotus kudede ja organite vahel pole ühtlane. Kõrgem veesisaldus iseloomustab ainevahetuse seisukohast aktiivsemaid kudesid ja organeid.

Vesi täidab organismis mitmeid elusate kudede ainevahetuses olulisi ülesandeid.

1. Ta on koe koostisosade solvendiks ja kõikide kudede ning rakkude ehituselemendiks. Enamik ainevahetuse reaktsioonidest toimub vesilahustes või vees dispersegerunud aineosakeste piirpindadel.

2. Vesi on toitainete ja ainevahetuse jääkide põhiliseks transportijaks.

3. Vee otsesel osavõtul toimuvad organismis arvukad keemilised reaktsioonid — hüdrolüüs, oksüdatsioon jt.

4. Termoregulatsioonimehhanismis võimaldab nahakaudne vee aurumine keha kõrge välistemperatuuri korral jahutada.

Organismis sisalduv vesi võib esineda mitmel kujul. Osa sellest on tihedalt seotud koe ehituselementidega, põhiliselt valkudega (hüdratatsioonivesi). Selle vee arvel toimub valkude pundumine ja geelide moodustumine. Hüdratatsioonivee vabanemist kolloidsüsteemist nimetatakse sünereesiks. Teine osa veest, nn. immobiilne vesi, lokaliseerudes lihasekiudude ja teiste fibrillaarsete struktuuride ning rakumembraanide vahel, erineb füüsikalise-keemiliste kui ka bioloogiliste omaduste poolest hüdratatsiooniveest ning teda on kergem lülitada üldisesse vee käibesse. Lõpuks leidub kudedes ka nn. vaba vett — vereplasmas, lümfis ja teistes koevedelikes. Vaba vee osavõtul toimub rakkude toitumine ja ainevahetuse jääkproduktide eemaldamine. Loetletud kolm vee esinemisvormi on organismis omavahel tihedasti seotud. Hüdratatsioonivees toimuvad kvantitatiivsed muutused mõjustavad immobiilse vee hulka, mis omakorda kajastub vaba vee koguse suurenemises või vähenemises.

Toidu- ja joogivesi resorbeerub põhiliselt peensooles. Samaaeglaselt suubub peensoolde seedenõredena rohkesti vett, mis jämesooles uuesti imendub.

Joogivee kõrval moodustub organismis toitainete oksüdatsiooni tagajärjel nn. endogeenne vesi. Näiteks vabaneb 1 g süsi-vesikutest 0,6 g, 1 g rasvast 1,07 g ja 1 g valgust 0,4 g vett. Seetõttu ületab vee eritus organismist alati mõningal määral toidu ja joogiga vastuvõetud vee hulka.

Resorbeerunud vesi suubub varativeeni kaudu maksa ja deponeeritakse siin osaliselt. Suurem osa veest kantakse verrega lihastesse, nahasse jt. kudedesse. Vee jaotumises kudede ja vere vahel etendavad tähtsat osa vereplasma valgud — albumiinid ja globuliinid. Nende arvele langeb osa vere osmootsest rõhust, mida nimetatakse onkootseks rõhuks. Plasma valkude onkootne rõhk avaldab vastumõju vere hüdrostaatilisele rõhule kapillaarides, viimane põhjustab vee üleminekut verest kudedesse kapillaaride algusosas. Seevastu kapillaaristiku lõpposas, kus onkootne rõhk ületab hüdrostaatilist rõhku, toimub vee vastassuunaline liikumine — kudedest verre. Onkootse rõhu vähenemine veres põhjustab veevahetuse häireid, mis avalduvad tursete tekkes.

Põllumajandusloomade veetarvet määratakse ligikaudu järgmistes kogustes iga kg kuivtoidu kohta: veistel 4—6, lammastel ja hobustel 2—3 ning sigadel 7—8 liitrit. Inimene vajab iga kg kehakaalu kohta keskmiselt 40 g vett päevas.

Vesi eemaldatakse organismist neerude, kopsude, naha ja pärasoole kaudu. Umbes pool veest eritub uriiniga, kolmandik higi ja väljahingatava õhuga, ülejäänud osa roojaga. Nimetatud koguste omavahelised suhted võivad sõltuvalt ainevahetuse iseärasustest, tööst, välistemperatuurist jt. tingimustest ulatuslikult muududa.

Veevahetus seostub organismis tihedalt toitainete, eriti aga mineraalainete vahetusega. Mõned mineraaloolad soodustavad vee deponeerimist kudedes, teised seevastu stimuleerivad tema eritamist. Naatriumkloriid, suurendades kolloidide pundumist, põhjustab sellega vee kogunemist kudedesse. Kaltsiumi soolad seevastu nõrgendavad vee seost valkudega ja suurendavad tema eritumist. Mineraalainete ja valkude kõrval etendavad veevahetuses olulist osa lipiidid, eriti steriinid. Rohke kolesteriinisaldus kudedes suurendab vee peetust. Rasva ladestumine organismis põhjustab veesisalduse vähenemist.

Veevahetust organismis reguleeritakse närvisüsteemi ja kilpnäärme, suprarenaalnäärmete koore, hüpofüüsi, pankrease ning sugunäärmete hormoonide kooskõlastatud talitluse kaudu.

Mineraalainete bioloogiline osa loomorganismis on mitmekülgne. Nende olemasolust sõltub põhiliselt kudede ja koevedelike osmootne rõhk ja keskkonna konstantne aktiivne reaktsioon. Niinimetatud «ioonilisest atmosfäärist» oleneb ka koloidsüsteemide püsivus — mineraalainete juuresolek mõjustab hüdratatsiooni astet, valkude lahustuvust jne. Peale selle kannavad mitmed mineraalained organismis spetsiifilisi funktsioone. Nii on mõned ioonid fermentide aktivaatoriteks ja inhibiitoriteks. Magneesium- ja mangaanioonid aktiveerivad adenosiintrifosfataasi, kreatiinfosfataasi ja karboksülaasi ning võtavad osa atsetülkoensüümi A sünteesist. Kaltsiumioonid suurendavad leeliseste fosfataaside ja kreatiinfosfokinaasi aktiivsust, kuid paralüseerivad adenosiintrifosfataasi jne.

Ehitusainena etendavad mõned mineraalained — kaltsium, fosfor ja magneesium — kvantitatiivses mõttes kõige olulisemat osa luukoe moodustumisel. Väävel kuulub aminohapete ja mitmete bioaktiivsete ühendite (glutatioon, koensüüm A jt.) koostisse. Jood on funktsionaalseks elemendiks kilpnäärme hormoonides; analoogilist ülesannet täidab hemoglobiini molekulis raud. Mitmed fermentid sisaldavad koostisosadena mikroelemente (raud hingamisfermentides, tsink karboanhüdraasis), samuti on mineraalainete rühma esindajaid vitamiinide (koobalt B₁₂-vitamiinis) koostises.

Sõltuvalt elusate kudede koostisse kuuluvate mineraalainete hulgast klassifitseeritakse nad kahte rühma:

a) **makroelementideks** on kaltsium, fosfor, kaalium, naatrium, kloor ja magneesium;

b) **mikroelementid** on esindatud hoopis väikestes kogustes (10^{-3} — 10^{-12} ‰). Sellesse rühma kuuluvad raud, jood, koobalt, tsink, vask, mangaan, fluor jt. Raud, mille sisaldus loomsetes kudedes on 0,004‰, loetakse mikroelementide hulka tingimisi.

Loetletud elemendid esinevad kas ioonidena (Ca^{++} , PO_4^{---} , HPO_4^{--} , H_2PO_4^- , K^+ , SO_4^{--} , Na^+ , Cl^- , Mg^{++} , Fe^{++} jt.) või kuuluvad mitmesuguste eespool osaliselt kirjeldatud ühendite koostisse. Elusate kudede erutatavus oleneb mõnede ioonide kontsentratsioonist ja nende omavahelistest suhetest keskkonnas. Esimeses järjekorras tulevad arvesse suhted $\frac{\text{Na}^+ + \text{K}^+ + \text{OH}^-}{\text{Ca}^{++} + \text{Mg}^{++} + \text{H}^+}$ ioonide vahel. Lugejas fikseeritud ioonide kontsentratsiooni tõus suurendab erutatavust ja vastupidi — nimetaja suurendamine põhjustab kudede erutatavuse vähenemist.

Loomorganism saab mineraalaineid toidu ja joogiveega. Enamik mineraalainetest resorbeerub peensoolest verre ja antakse edasi kudedele ning koevedelikele. Seejuures jaotuvad mineraalained üksikute kudede ja organite vahel vastavalt organismi iseloomustavale morfoloogilisele ja funktsionaalsele spetsiifikale. Nii lokaliseerub naatrium põhiliselt koevedelikes, kaalium aga rakulistes struktuurides, lahustumatud mineraalainet skeletis jne.

Mineraalainete vahetus vere, kudede ja koevedelike vahel toimub osmoosi seaduspärasuste alusel — ioonid liiguvad madalama kontsentratsiooni suunas. Erandi toodud reeglist moodustavad naatriumioonid, mis võivad tungida rakusse või sellest välja mitte madalama, vaid kõrgema osmootse kontsentratsiooni poole. Naatriumi selline aktiivne liikumine on seotud energia-kulutusega, mida saadakse oksüdatsiooniprotsessidest. Toodud väidet kinnitab neerude ekskretoorse talitlusega kaasnev anaeroobse ja aeroobse oksüdatsiooni intensiivistumine.

Nagu eeltoodust nähtub, kulgeb mineraalainete liikumine kudedes seoses veevahetusega. Sama kehtib ka oma ülesande täitnud või kehale liigsete mineraalainete organismist eemaldamise kohta. Mineraalained erituvad põhiliselt uriini, higi ja roojaga. Arvestades seda, et loomne ainevahetus on seotud mineraalainete pideva eemaldamisega organismist sekreetide ja ekskreetidega, vajab organism kulutuste kompenseerimiseks regulaarset varustamist mineraalainetega.

Põllumajandusloomade mineraalainete tarve sõltub looma liigist, vanusest, toodangu suuruselt, organismi füsioloogilisest seisundist jne. Näiteks vajab lehm keedusoola 5—7 g, kaltsiumi

soolasid umbes 5 g ja fosfori soolasid 3 g iga 100 kg kehakaalu kohta. Suhteliselt väiksem on sigade keedusoolavajadus. Lehmad eritavad rohkesti mineraalaineid (eriti Ca ja Na) piimaga, mistõttu lüpsiperioodil nende kaltsiumi ja naatriumi bilanss ainult looduslike toiduainete kasutamisel jääb negatiivseks. Mineraalainete, nii makro- kui ka mikroelementide defitsiidi katmiseks lisatakse neid loomade toidule täiendavalt.

Mineraalainete vähesus toidus põhjustab raskeid häireid organismi talitluses, seda enam, et spetsiaalsed mineraalainete depood loomadel puuduvad. Puudujääke kompenseeritakse ajutiselt kudede mineraalainete mobiliseerimise teel. Nii on skeletis ladestunud mineraaloolad puuduliku toitumise korral kasutatavad ainevahetuse kulutuste katteks. See kaasneb aga pikemaajalise mineraalainete defitsiidi puhul luude vaesumisega mineraalainetest, mis avaldub iseloomuliku haigusena (rahhiit, osteomalaatsia). Raua tähtsamaks depooks on maks, rohke naatriumisalduse poolest paistab välja nahk jne.

Mineraalainete vahetusele langeb organismis mitmete keskonnatingimusi reguleerivate mehhanismide vahendaja osa.

1. Happe ja leelise tasakaal säilitatakse organismis mineraalainevahetuse reguleeriva funktsiooni kaudu. Loomorganismis moodustub pidevalt nii orgaanilisi kui ka anorgaanilisi happeid: äädikhapet, süsihapet, piimhapet, fosforhapet, soolhapet, väävelhapet jt., mis dissotsieerudes vabastavad vesinikioone. Teisest küljest tekib ainete lagunemisel ka leelise iseloomuga ühendeid: ammoniaaki, amiine ja aluselisi soolasid. Happeliste ja leeliste ühendite omavahelistest hulkadest sõltuvalt kaldub keskkonna aktiivne reaktsioon ühes või teises suunas. Mõlemasuunalised kõrvalekaldumised häirivad ainevahetuse normaalset kulgu ja võivad muutuda organismile ohtlikuks. Sellest seisukohast on praktiliselt olulisemad atsidoosid, millega tavaliselt kaasneb suurema kontsentratsiooni korral toksiliste ketoonkehade tekkimine. Atsidoos võib olla põhjustatud toitmisvigadest, kuid ka ainevahetuse nihetest mõnede haiguste korral.

Atsidoos iseloomustab happe ja leelise tasakaalu kaldumisega happelises suunas. Selle põhjuseks võib olla fosfori, vääveli ja kloori või ka valkude liig toidus. Toiduainetest on happelise iseloomuga oder, nisu, kaer, riis ja loomsed produktid. Aluselisi jääke annavad juurviljad, kartul, kaunviljad ja värsked rohelised taimsed toiduained. Viimaste ülekaalu korral toidus, nagu see on iseloomulik taimtoiduliste loomade söötmisel, tekib organismis tendents alkaloosile. Põllumajandusloomade söötmise praktikas tuleb eeltoodud asjaolusid arvestada ning ratsiooni balansseerida ka happe ja leelise tasakaalu seisukohalt. Soovitatav on säilitada toidus leelise elementide (Na, K, Ca ja Mg) ülekaal happeliste (P, S, Cl) suhtes. Otsustavaks teguriks happe ja leelise tasa-

kaalus osutub siiski mitte niivõrd toidu koostis, kuivõrd süsivesikute ja rasvade ainevahetus organismis.

Koevedelike ja kudede aktiivse reaktsiooni säilitamisel etendavad määravat osa bioloogilised puhversüsteemid:

a) vesinikkarbonaatpuhver $\frac{\text{H}_2\text{CO}_3}{\text{NaHCO}_3}$ ja

b) fosfaatpuhver $\frac{\text{NaH}_2\text{PO}_4}{\text{Na}_2\text{HPO}_4}$.

Nimetatud regulatoorsete süsteemide talitluse kaudu (detailsemalt käsitletakse seoses vere keemiaga) säilitatakse organismisene pH suhteliselt konstantsena, kõikumistega mitte üle 0,2—0,3 pH ühiku.

Viimaseks etapiks happe ja leelise tasakaalu regulatsioonis on eritusorganid, esijoones neerud. Uriiniga eemaldatakse organismist anorgaaniliste ja orgaaniliste hapete jäägid, samuti muudetakse neerudes osa hapetest ammooniumi sooladeks. Sõltuvalt toitumise iseloomust on taimtoiduliste loomade uriin normaalselt nõrgalt leelise, lihatoidulistel loomadega aga happelise reaktsiooniga.

2. Vereplasma ja koevedelikes lahustunud mineraalained tekitavad teatava, loomorganismile iseloomuliku osmootse rõhu. Füsioloogilises olukorras säilitatakse see võrdlemisi konstantsena. Osmootse rõhu nihked, selle vähenemine või suurenemine kudedes kutsuvad peatselt esile pöördumatuid kahjustusi. Vere, lümfi ja rakkudevahelise vedeliku osmootne rõhk loomadega sõltub esmajärjekorras lahustunud naatriumkloriidist. Imetajate kudedesise osmootne rõhk säilitatakse 7,5—9,0 atm. (SI süsteemis ≈ 760 — 912 kN/m^2) piirides ning seda on raske suurendada või vähendada. Mineraalainete kõrval mõjustavad osmootset rõhku mõned teised madalmolekulaarsed ained (glükoos jt.), kuid ka kolloid-osakesed. Viimaste poolt tekitatud nn. onkootne rõhk on suhteliselt väike. Plasmavalkude (keskmine sisaldus 7—8%) arvele langeb näiteks ainult 0,5% üldisest osmootsest rõhust veres.

Osmootse rõhu konstantsus loomorganismis säilitatakse põhiliselt eritusorganite, eeskätt neerude ja osaliselt ka higinäärmete talitluse kaudu. Uriini osmootne rõhk varieerub suurtes piirides. Olenevalt uriini mineraalainete resp. naatriumkloriidi sisaldusest võib tema osmootne rõhk ületada vere osmootset rõhku kuni kolmekordselt. Ka füsioloogilises olukorras ületab uriini soolade kontsentratsioon vere oma, järelikult eritatakse uriiniga organismist liigsed mineraalsoolad. Uriini osmootse rõhu langemist allapoole vastavatest vere näitajatest täheldatakse ainult ajnevahetushäirete korral. Higiga eritatakse organismist rohkesti vett, kuid vähe mineraalaineid, mistõttu higi osmootne rõhk on verrega võrreldes madalam.

Vere ja kudedesisese osmootse rõhu regulatsioon seisneb vee- ja mineraalainevahetuse kooskõlastatud kulus. Organismi kas toidu või joogiga sattunud liigsed mineraalained eritatakse nii kiiresti, et osmootse rõhu tõus on vaevalt täheldatav. Resorbeerunud mineraalainete poolt esilekutsutud osmootse rõhu suurenemine veres nivelleeritakse peatselt koevedeliku juurdevooluga. Seejärel eemaldatakse verest liigsed soolad ja vesi neerude kaudu. Veesisalduse vähenemine kudedes põhjustab reflektorsete tsentrumite erutust, mis avaldub janu tundes, ning joogivee arvel tasakaalustatakse vee ja mineraalainete bilanss uuesti füsioloogilisel tasemel.

III. KUDEDE JA ERITISTE KEEMIA

VERE KEEMIA

Kõrgemate loomorganismide rakud ja koed on ümbritsetud tsirkuleerivatest kehavedelikest, mille kaudu toimub nende suhtlemine väliskeskkonnaga, toitainete vastuvõtmine ja ainevahetuse jääkproduktide eemaldamine. Rakkudega vahetult kokku puutuvaks keskkonnaks on koavedelik, mis resorbeerub verest läbi kapillaaride seina. Selle kaudu viiakse rakkudeni toitained ja eemaldatakse ainevahetuse jäägid, mis koavedelike tagasi imendudes suubuvad uuesti kapillaaristikku. Kinnises soonestikus ringlev veri on seega koavedelike kaudu kõiki organeid, kudesid ja rakke integreeriv süsteem, mille osavõtul moodustub terviklik organism. Vere põhilised ülesanded on järgmised.

1. Nutritiivne ehk toiteline funktsioon seisneb seedetraktist resorbeerunud toitainete transpordis rakkudeni ja mõnedes organites (maksas jm.) moodustuvate ühendite ülekandmises teistesse kehapiirkondadesse.

2. Respiratoorne funktsioon realiseerub vererakkude — erütrotsüütide osavõtul, mille kaudu kantakse kudedesse hapnik ja eemaldatakse süsihappegaas.

3. Ekskreetorne toime seisneb rakkude ainevahetuse mitmesuguste lõpp-produktide kandmises eritusorganitesse.

4. Regulaatorne funktsioon teostub bioloogiliselt aktiivsete ühendite — hormoonide, vitamiinide jt. viimises rakkudeni ning osmootse rõhu, pH ja kehatemperatuuri säilitamises.

5. Kaitsefunktsiooni kannavad veres leiduvad immuunkehad. Üheks vere kaitsemehhanismiks on ka tema koagulatsioonivõime, mis takistab verejooksu soonte vigastuste korral.

Loetletud komplitseeritud ülesannete täitmiseks kohanenud spetsiaalse koena iseloomustub veri mitmete karaktersete füsi-kalis-keemiliste omaduste ja suhteliselt konstantse keemilise koostise kaudu.

VERE FÜSIKALIS-KEEMILISED OMADUSED

Veri koosneb rakulistest elementidest — erütrotsüütidest (E), leukotsüütidest (L) ning trombotsüütidest (T) — ja plasmast. Tsentrifugeerimisel langeb rakuliste elementide arvele keskmiselt 40% vere üldmahust. Iseloomuliku punase värvuse annavad verele erütrotsüüdid. Väljaspool veresoonestikku veri koaguleerub, kusjuures moodustunud trombist eraldub **seerum**. Põllumajandusloomadel moodustab veri kehakaalust 4,5—9,8%.

Vere tihedus on 1,050—1,060, erütrotsüütidel 1,090 ja plasmal 1,025—1,030 (SI süsteemis vastavalt 1050—1060, 1090 ja 1025—1030 kg/m³). Veesisaldus veres on 75—85%.

Osmootne rõhk veres tekib põhiliselt lahustunud elektrolüütidest, eeskätt naatriumkloriidist, ja on kehatemperatuuri juures keskmiselt 7,7—8,1 atm. (SI süsteemis 780—821 kN/m²). See vastab vere külmumispilele, mis loomaliigiti varieerub —0,558° piirides. Kolloidosakestest, põhiliselt plasmavalkudest põhjustatud **onkootne rõhk** on seejuures ainult 0,03—0,04 atm. (SI süsteemis 3—4 kN/m²).

Viskoossus on täisveres 4,5—6 korda ja seerumis 1,5—2 korda suurem, võrreldes veega.

Pindpinevus vereseerumis on hoolimata kõrgeast kuivainesisaldusest madal ja kõigub loomaliigiti 55,5—73,5 düüni/cm (SI süsteemis 55,5·10⁻³—73,5·10⁻³ N/m). Vees on see 72 düüni/cm (SI süsteemis 72·10⁻³ N/m).

Verd iseloomustab suur lahustamisvõime, mis on esijoonel põhjustatud plasmavalkudest. Nii lahustub vees 15° C juures 0,9% vereseerumis aga 4% kloroformi. Kusihapet lahustub 1 liitris vees 65 mg, seerumialbumiini juuresolekul aga samas veehulgas 550—670 mg.

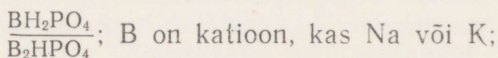
Vere pH on enamikul põllumajandusloomadel 7,2—7,95. Mainitud näitaja kõigub väga väikestes piirides. Normist kõrvalekaldumine juba 0,2—0,3 pH ühiku võrra häirib kudede ja organite normaalset talitlust.

Puhversüsteemid on kohanenud vere pH säilitamiseks füsioloogilisel tasemel. Tähtsamad vere puhversüsteemid on:

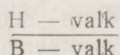
a) vesinikkarbonaatsüsteem, mis koosneb süsihappest ja selle naatriumi soolast:



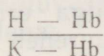
b) fosfaatsüsteem, mille koostisosadeks on ühe- ja kaheasenduslikud fosforhappe soolad:



c) valksüsteem koosneb happelistest plasmavalkudest ja nende sooladest:



d) hemoglobiinsüsteem koosneb happelisest verevärvainest ja selle kaaliumisoolast:



Peale loetletute võivad puhversüsteemid moodustuda veel oksühemoglobiinist ja selle kaaliumisoolast ning mitmetest orgaanilistest hapetest (piimhapest, püroviinamarihapest jt.) ja nende sooladest.

Kirjeldatud puhversüsteemidest lokaliseeruvad vereplasmas: vesinikkarbonaat-, valk- ja fosfaatpuhvrid; erütrotsüütides: vesinikkarbonaat-, hemoglobiin-, oksühemoglobiin- ja fosfaatpuhvrid. Nii plasmas kui ka erütrotsüütides leidub orgaanilistest hapetest ja nende leelissooladest moodustunud puhvreid.

Puhverainete tõttu on verele iseloomulik suur puhverdu-mahutavus. Kui seda võrrelda näiteks puhta vee omaga, siis võib vereseerumile lisada umbes 320 korda rohkem hapet selleks, et säilitada keskkonna pH teataval kindlal tasemel. Vere puhverdu-võimest langeb vesinikkarbonaatsüsteemile 7%, fosfaatsüsteemile 1%, seerumi valksüsteemile 10% ja hemoglobiinsüsteemile 82%.

Puhversüsteemide talitluse põhimõtted ja puhvrite seosed teiste bioloogiliste süsteemidega avalduvad iseloomulikult vesinikkarbonaatpuhvri. Vere normaalse pH korral ületab vesinikkarbonaadi kontsentratsioon vaba süsihappe oma umbes 20-kordselt:

$$\frac{[\text{H}_2\text{CO}_3]}{[\text{NaHCO}_3]} = \frac{1}{20}$$

Happe sattumisel verre reageerib sellega osa kergesti dissot-sieeruvast vesinikkarbonaadist, moodustades ekvivalentse hulga süsihapet:

$\text{Na}^+ + \text{HCO}_3^- + \text{H}^+ + \text{R} \rightleftharpoons \text{H}_2\text{CO}_3 + \text{Na}^+ + \text{R}^-$, kus R on happe radi-kaal.

Seega neutraliseeritakse hape vesinikkarbonaadiga, kusjuures tekkinud süsihape laguneb kiiresti süsihappegaasiks ja veeks, mis eemaldatakse organismist kopsude kaudu. Selle abistava mehhanismi olemasolu tõttu taastatakse peatselt esialgne H_2CO_3 ja NaHCO_3 kontsentratsioon ning nende omavaheline suhe, kusjuures pH püsib füsioloogilisel tasemel. Järelikult teatav vesinikkarbonaatide varu veres on vajalik, et vältida vere happesuse suurenemist. Seda iseloomustatakse nn. **alkalireservina**, mida väljendatakse CO_2 milliliitrites 100 ml plasma kohta. Alkalireservi

arvutamiseks määratakse plasmas üldine ja füüsikaliselt lahustunud CO₂ hulk. Lahutades esimesest teise, saadakse keemiliselt (põhiliselt vesinikkarbonaatidena) seotud CO₂ kogus. Alkalireservi suurus süsihappegaasi mahuprotsentides on põllumajandusloomadel 45 kuni 85 (veistel 52—85, sigadel 68—72,5 jne.) ning inimesel 50—65.

Leeliste ühendite sattumise korral verre abistab pH säilitamist neerude talitus. Uriiniga eritatavate leeliste ühendite (esijoones Na₂HPO₄) hulk suureneb ning sellega on soodustatud normaalse suhte säilitamine veres leiduva süsihappe ja vesinikkarbonaatide hulga vahel.

Alkalireservi vähenemist, mis kaasneb mõnede haigustega, nimetatakse **atsidoosiks**. Kui sellega seoses muutub vere pH, on tegemist mittekompenseeritud atsidoosiga, mis on iseloomulik rasketele haigusseisunditele. Alkalireservi suurenemist nimetatakse **alkaloosiks**.

VERE KEEMILINE KOOSTIS

Hoolimata vere koostise pidevast muutumisest mitmesuguste toitainete koostisosade, ainevahetuse produktide jms. juurdetuleku või eemaldamise tõttu, on see normaalselt talitlevas organismis suhteliselt püsiv. Seepärast kasutatakse verd või selle koostisosi (plasmal, seerumit jt.) paljude füsioloogiliste, biokeemiliste ja kliiniliste uurimiste objektina. Mõnede põllumajandusloomade vere koostist iseloomustavad tabelis 11 toodud andmed.

Tabel 11

Mõnede põllumajandusloomade vere koostis

Koostisosa Loomaliik	Veis	Siga	Hobune	Lammas
Vesi %	80,9	79,1	74,9	82,2
Kuivaine %	19,1	20,9	25,1	17,8
Üldine jääk-N mg %	30—65	20—45	30—58	25—45
Kusiaine N mg %	6—27	8—24	10—20	8—20
Aminohapete N mg %	4,0—8,5	8,0—8,5	5,0—7,0	4,6—8,0
Kusihape mg %	0,05—2,08	0,05—1,95	0,90—1,09	0,05—1,93
Kreatiiniini N mg %	1,0—2,07	1,0—2,7	1,2—1,9	1,2—1,93
Suhkur mg %	40—100	40—250	60—110	40—65
Piimhape mg %	5—20	—	10—16	9—12
Kloriidid mg %	440—550	440—500	440—500	460—528

Vereplasma moodustab umbes 60% vere üldhulgast. Plasma sisaldab keskmiselt 90% vett ja 10% kuivainet. Sellest langeb põhiline osa plasmavalkude arvele; nende kõrval leidub plasmas

süivesikuid, rasvu, toitainete laguprodukte, fermente, hormoone, vitamiine, immuunkehi, pigmente, gaase ja mineraalaineid.

Plasmavalgud moodustavad vereplasmast keskmiselt: veisel 7,5%, seal 8,0%, lambal 7,3%, hobusel 7,8% ja kanal 6,0%. Valkudest leidub plasmas:

a) albumiine, mis füüsikalis-keemiliste omaduste järgi jaotuvad kolme eri fraktsiooni (I, II, III);

b) globuliine vastavalt jaotuvusele elektroforeesil α_1 -, α_2 -, α_3 -, β_1 -, β_2 - ja γ_1 -, γ_2 -fraktsioonidena;

c) fibrinogeeni.

Plasmavalgude sisaldust mõnedel loomaliikidel iseloomustavad tabeli 12 andmed.

Tabel 12

Albumiinide, globuliinide ja fibrinogeeni sisaldus mõnede põllumajandusloomade vereplasmas

Loomaliik	Sisaldus plasmas %-des		
	Albumiinid	Globuliinid	Fibrinogeen
Veis	3,61	2,90	0,60
Lammas	3,83	3,00	0,46
Siga	4,42	2,96	0,65

Peale loetletute sisaldab vereplasma vähesel määral nukleoproteiide, glükoproteiide ning valke hormoonide, fermentide ja antikehade koostises. Tähtsamate fraktsioonide omavahelised hulgalised suhted on toodud tabelis 13.

Tabel 13

Mõnede koduloomade vere plasmavalgude fraktsiooniline koostis (%-des koguvalgust)

Loomaliik	Albumiinid	α -globuliinid	β -globuliinid	γ -globuliinid
Veis	44	14	11	31
Siga	45	17	18	20
Lammas	42	18	9	31
Hobune	40	16	23	21
Küülik	60	7	12	21

Vereplasmas leiduvad nn. **seerumialbumiinid** on füüsikalis-keemiliste omaduste poolest tüüpilised albumiinid: nad lahustuvad vees ja nõrkades soolalahustes, analoogilised teiste kehavalgudega on ka nende sadestumise tingimused. Seerumialbumiinid moodustavad sageli kompleksühendeid teiste valkudega, samuti lipiidide

ja süsivesikutega. Vere kolloidosmootne (onkootne) rõhk on tingitud esijoones seerumialbumiinidest. Samuti võtavad seerumialbumiinid osa konstantse pH säilitamisest veres ja on põhilisteks mitmesuguseid ühendeid transportivateks valkudeks. Neid loetakse rasvhapete vahuteks aktseptoriteks; albumiinide osavõtul kantakse lipiidid rasvadepoolest kasutamiskiirkondadesse. Märkimisväärset osa etendavad albumiinid ka süsivesikute ülekandmisel, moodustades seejuures mitmesuguseid valgu-süsivesiku komplekse. Seerumialbumiinid moodustuvad põhiliselt maksas. Nende molekulmass on 67 000—70 000, isoelektriline täpp pH 4,64—4,70 ja koagulatsioonitemperatuur 70—80°.

Seerumiglobuliinid koosnevad mitmest fraktsioonist: α -, β - ja γ -globuliinidest, kusjuures need jagunevad veel omakorda α_1 -, α_2 -, α_3 -, β_1 -, β_2 -, γ_1 -, γ_2 -globuliinideks. Seerumiglobuliinid võtavad osa süsivesikute, kolesteriini, fosfatiidide, vitamiinide, hormoonide (türoksiin, östroon, testosteroon jt.) ja mineraalainete transpordist, kusjuures tekivad mitmesugused komplitseeritud bio-kompleksid. Globuliinide fraktsioon täidab veres organismi peamist kaitseülesannet, moodustades antikehi (γ - ja β -globuliinid) ja antitoksiine (β - ja γ -globuliinid). Globuliinide molekulmassid erinevad fraktsiooniti: α_1 — 200 000, α_2 — 300 000, β_1 — 90 000, β_2 — 150 000, γ — 160 000—320 000.

Fibrinogeen on vere koagulatsioonimehhanismi põhikomponent. Ta lahustub halvasti vees, kuid hästi lahjades lihtsoolade ja leeliste lahustes. Molekuli kuju järgi kuulub fibrinogeen fibrillaarsete valkude hulka, mille natiivse molekuli polüpeptiidahelad paiknevad analoogiliselt α -keratiiniga. Fibrinogeen denatureerub juba 49—50° C juures, mispuhul polüpeptiidahelad lähevad üle β -vormi. Tema molekulmass on umbes 400 000 ja isoelektriline täpp pH 5,0—5,5.

Properdiin on loomade vereplasmas leiduv α - ja β -globuliinidest ning süsivesikutest koosnev kompleksühend. Ta etendab tähtsat osa vere bakteritsiidses talitluses ja immuniteediavaldustes antikehade aktivaatorina. Properdiini molekulmass on keskmiselt 1 000 000.

Eelkirjeldatud valkude kõrval sisaldab plasma rohkesti valkude kompleksühendeid lipiididega, süsivesikutega, metallidega jne. Nimetatud biokeemiliste kompleksühendite füsioloogiline funktsioon vereplasmas on seotud ainete transpordiga, mille käigus valkudega seotakse või neist vabastatakse edasikantavaid aineosakesi. Selle ülesande kõrval etendavad veres leiduvad valgukompleksid tähtsat osa permeaabluse regulatsioonis, ainete mürgitustamisel, ionide aktiivsuse mõjustamisel jne. Kompleksühenditest on olulisemad järgmised.

Lipoproteiidid seovad oma koostises hulgaliselt vere lipiide. Nii koosnevad β_1 -lipoproteiidid 77%-st lipiididest ja 23%-st aminohapetest. Lipiidne komponent sisaldab 19% fosfatiide, 39%

kolesteriini estreid, 8% vaba kolesteriini ja mõningal hulgal karotiine ning steroidhormoone. Niisuguste lipoproteiidide molekulmass on 1 300 000. Nad moodustavad umbes 5% vere plasma-
valkudest, kusjuures nende põhiülesandeks on vees lahustumatute lipiidide transportimine.

Glükoproteiidid moodustuvad vereplasmas põhiliselt albumiinide fraktsiooni baasil, kuid osa süsivesikutest seostub ka α - ja β -globuliinidega. Mõningad vereplasma ja seerumi kompleksühendid karakteriseeruvad mitmekomponendilise koostisega, sisaldades valkude kõrval nii süsivesikuid kui ka lipiide.

Metalli sisaldavad valgud, mille koostises leidub tavaliselt β -globuliini kõrval rauda, tsinki või vaske, on vereplasma iseloomulikud koostisosad. **Transferrin** rakendub hemoglobiini, müoglobiini ja mõnede fermentide sünteesi protsessis. Olles rauda ülekandvaks ühendiks, seob ta oma molekulis kaks raua aatomit. Vaske sisaldavaks valguks vereplasmas on **hemokupreiin**, mille molekulmass on 150 000 ja vasesisaldus kompleksis keskmiselt 0,34%. Vase olemasolu on sedastatud ka mõnedes fermentides (türosinaasis, butüürül-KoA-dehüdrogenaasis jt.).

Süsivesikud ja lipiidid kuuluvad plasma normaalsete koostis-
osade hulka. Vere glükoosisisaldus on sõltuvalt loomaliigi aine-
vahetuse spetsiifikast suhteliselt püsiv, kõikudes liigiti 40—
260 mg% vahel. Glükoos esineb osaliselt vabalt; kuni 50% vere-
suhkrust võib olla seotud mitmesugustes kompleksühendites. Glü-
koosi kõrval sisaldab veri vähesel määral fruktoosi ja glükogeeni.
Viimase hulk ei ulatu tavaliselt üle 50 mg%.

Lipiididest leidub vereplasmas triglütseriide ja nende lagu-
produkte. Neutraalse rasva ja lipoidide hulk veres oleneb põhi-
liselt nende sisaldusest toidus. Rasvarikaste toiduainete kasuta-
mise järel võib vere rasvasisaldus tõusta 1%-ni ja üle selle;
tavaliselt kõigub rasva hulk veres 0,06—0,1% piirides. Koleste-
riinisaldus on sigade veres tavaliselt 0,04% ja mäletsejalistel
0,1—0,2%. Peale nimetatute sisaldab veri letsitiini (0,2%), kefa-
liini ja nende kompleksühendeid valkudega.

Süsivesikute, lipiidide ja valkude ainevahetuse vahe- ja lõpp-
produktid tsirkuleerivad pidevalt veres ning nende sisalduses
kajastub ilmekalt loomorganismi ainevahetuse olukord ja looma
tervislik seisund. Süsivesikute käibe vaheproduktidest leidub veres
alati piimhapet. Selle keskmine sisaldus on hobusel 18 mg%,
veisel 12 mg% ja seal 43 mg%. Pingutava lihaste tegevuse korral
võib piimhappesisaldus tõusta 150 mg%-ni.

Lipiidide ainevahetuse vaheproduktidest sisaldab veri glütse-
riini, vabu rasvhappeid, ketoaineid jt.

Jääklämmastik vereplasmas (seerumis) kuulub põhiliselt val-
kude ainevahetuses moodustuvate ühendite hulka. Selle määra-
miseks eemaldatakse verest valgud; järelejäänud üldisest vere
lämmastikust eraldatud madalmolekulaarseid lämmastikku sisal-

davaid aineid tuntakse jääklämmastiku nimetuse all. Selle üldhulk on põllumajandusloomade vereplasmas 20—65 mg%, kusjuures tema tähtsamad komponendid on järgmised.

a) Kusiaine, mis moodustab keskmiselt 40—50% jääklämmastikut. Selle hulk kõigub väga suures ulatuses, näiteks sea veres on ööpäeva jooksul täheldatud kusiainesisaldust 5—40 mg%-ni.

b) Kusihape ja allantoiin tekivad nukleoproteiidide ainevahetuses. Nende sisaldus on imetajate veres väike; rohkesti kusihapet (2—3 mg%) leidub lindude veres.

c) Kreatiini ja kreatiiniini sisaldab veri 2—10 mg%, kusjuures hulgalised muutused sõltuvad lihaste töö intensiivsusest.

Loetletute kõrval leidub vereplasmas polüpeptiide, aminohappeid, lämmastikku sisaldavaid pigmente ja vähesel hulgal muid lämmastikku sisaldavaid ühendeid. Jääklämmastiku või mõnede tema fraktsioonide määramine leiab rakendamist ainevahetuse uurimisel ja diagnostikas.

Fermentid moodustavad vere koostisosade arvuka rühma. Vereplasmas on avastatud ümmarguselt 50 fermenti. Neist enam uuritute hulka kuuluvad proteinaasid, lipaasid, amülaasid, fosfaataasid, koliinesteraas, aldolaas, hüaluronidaas jt. Vereplasma fermentide toime aktiivsuse ja selle muutuste uurimine osutub kaasaegse biokeemia rohkesti kasutatavaks võtteks loomse ainevahetuse iseloomustamisel.

Hormoonid ja vitamiinid on vereplasmas esindatud rohkearvuliselt. Hormoonidest leidub siin adrenaliini, noradrenaliini, türoksiini, insuliini, kortikosteroide, suguhormoone jt. Vere vitamiinisaldus sõltub osaliselt toidus leiduvate vitamiinide hulgast, teisest küljest aga vitamiinide biosünteesi iseärasustest ja ulatusest organismis. Tavaliselt leidub veres A-vitamiini ja karotiine, D-, E-, K- ja B-rühma esindajaid ning C-vitamiini.

Vereplasma pigmentide hulka kuuluvad bilirubiin, biliverdiin, urobiliin, lipokroomid ja mitmesugused seedetraktist resorbeerunud taimsed värvained (karotinoidid, ksantofüllid).

Plasma **mineraalaineline koostis** sõltub ühelt poolt seedetraktist imendunud, kuid ka veres ringlevatest, eritamisele kuuluvatest ühenditest. Imetajate veri sisaldab keskmiselt 0,9% mineraalaineid. Loomaliikide vahel esineb vere anorgaaniliste komponentide sisalduses teatavaid erinevusi. Liigisisesealt säilitatakse see aga konstantsena, kusjuures muutusi täheldatakse ainult haiguste korral.

Tähtsamad vereplasma koostisse kuuluvad mineraalsoolad on NaCl, KCl, CaCl₂, MgCl₂, NaHCO₃, K₂HPO₄, NaH₂PO₄, Na₂SO₄, Ca₃(PO₄)₂ jt. Mikroelementidest leidub plasmas rauda, joodi, vaske, tsinki, koobaltit ja väga väikestes kogustes veel muid elemente. Anorgaanilised koostisosad esinevad veres kas ioniseerunudena, molekulidena või seotuna mitmesugustes kompleksühendites.

Erütrotsüüdid ehk punalibled (E) on loomorganismis vahendajateks gaaside transpordil koehingamisprotsessis. Peale selle võtavad erütrotsüüdid osa happe ja leelise tasakaalu säilitamisest. Nimetatud ülesannete täitmist võimaldab ja soodustab erütrotsüütide suur arv, välispinna suurus ja spetsiifilise pigmendi — hemoglobiini sisaldus.

Tabel 14

Mõnede koduloomade vere erütrotsüüte iseloomustavad andmed

Loomaliik	Keskmine kehakaal kg	E arv mm ³ veres milj.	Organismis leiduvate E pind m ²	1 cm ³ E pind cm ²	Hb sisaldus veres g%
Veis	500	6,3	16 000	16 000	11,0
Siga	100	7,4	3 000	15 000	10,6
Lammas	40	8,1	1 280	19 100	11,7
Hobune	500	6,9	14 000	17 000	13,6

70 kg kehakaaluga inimese veres on erütrotsüütide üldpindala keskmiselt 2500 m².

Normaalselt tasakaalustub luuüdis toimuv erütrotsüütide süntees nende lagunemisega retikuloendoteliaalsüsteemis (RES). Erütrotsüütide eluiga erineb liigiti. Imetajatel on see keskmiselt 100 päeva ja lindudel umbes 28 päeva. Järelikult sünteesitakse ja samaaegselt kõrvaldatakse käibelt hobuse organismis igas sekundis keskmiselt 35 miljonit erütrotsüüti.

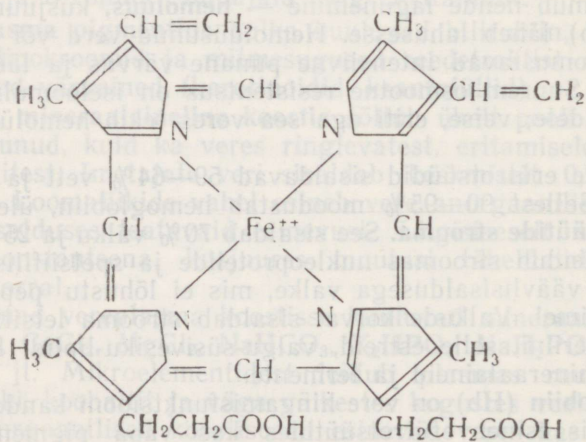
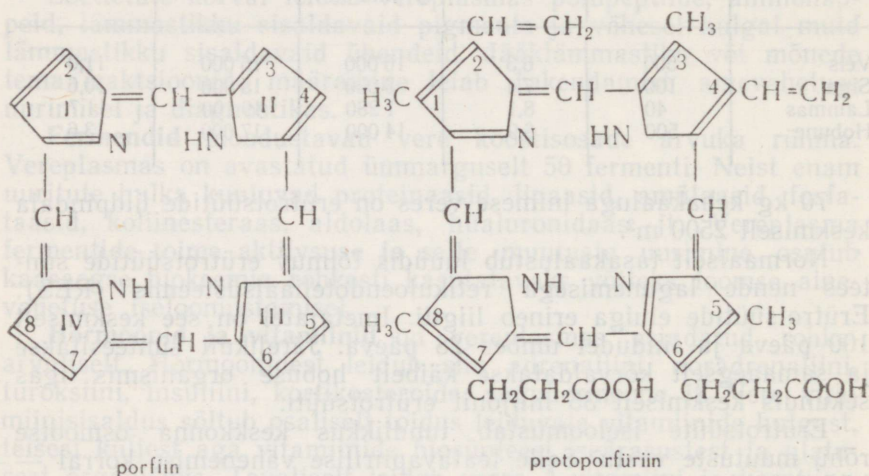
Erütrotsüüte iseloomustab tundlikkus keskkonna osmootse rõhu muutuste vastu. Selle teatavapiirilise vähenemise korral — **hüpotoonilises** keskkonnas — puruneb erütrotsüüte kattev membraan ja toimub nende lagunemine — **hemolüüs**, kusjuures hemoglobiin (Hb) läheb lahusesse. Hemolüüsunud verd või selle lahjendit iseloomustavad intensiivne punane värvus ja läbipaistvus (lakkveri). Suurem osmootne resistentsus on iseloomulik hobuse erütrotsüütidele; veise, eriti aga sea veres tekib hemolüüs kergemini.

Imetajate erütrotsüüdid sisaldavad 59—64% vett ja 36—41% kuivainet. Sellest 90—95% moodustab hemoglobiin, ülejäänud on nn. **erütrotsüütide strooma**. See sisaldab 70% valku ja 25% lipiide. Valkudest leidub stroomas nukleoproteiide ja spetsiifilisi, vähese raua- ning väävlisisaldusega valke, mis ei lõhustu pepsiini ega trüpsiini toimel. Valkude kõrval sisaldab strooma letsitiini, kefalliini, kolesteriini, selle estreid, valgu-süsivesiku-lipiidi kompleksühendeid, mineraalaineid ja fermente.

Hemoglobiin (Hb) on vere hingamisfunktsiooni kandev **kromoproteiid**, mis esineb erütrotsüütides kas vaba pigmendina või seotult strooma valkudega ja fosfatiididega. Tema molekulmass on umbes 67 000. Üks Hb molekul sisaldab valgulise kompo-

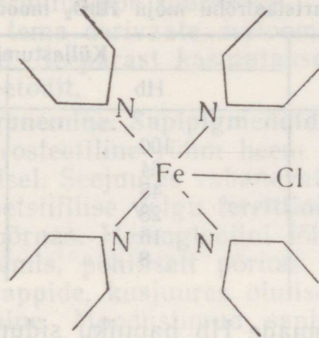
nendi — globiini kõrval neli prosteetilist rühma — heemi. Kaaluliselt moodustab 94% hemoglobiinist globiin ja 4,6% langeb prosteetilise rühma arvele. Hemoglobiini liigispetsiifilisus sõltub globiini aminohappelise koostise erinevustest, mitte aga prosteetilise rühma ehitusest.

Heemi keemilise ehituse sedastas H. Fischer 1928. a., tõestades, et ühend on **protoporfüriini** derivaat, mis koosneb neljast omavahel metiinrühmadega ($=CH-$) ühendatud pürroolringist. Protoporfüriin omakorda on **porfiinring**, milles on 2 vinüül- ($-CH=CH_2$) ja 4 metüül- ($-CH_3$) rühma ning 2 propioonhappe jääki ($-CH_2-CH_2-COOH$):



Heem moodustub protoporfüriini ühinemisel kahevalentse rauaga (vt. lk. 228).

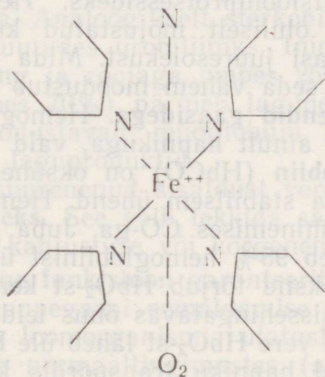
Raud on heemi molekulis labiilselt seotud ja vabaneb sellest kergesti hapete toimel. Oksüdeerudes läheb Fe^{++} üle Fe^{+++} -ks, kusjuures heem kaotab võime siduda hapnikku. Hemoglobiini töötlemisel kontsentreeritud äädikhappega NaCl juuresolekul moodustub kolmevalentset rauda sisaldav hemiin, milles Fe^{+++} kolmanda valentssidemega seotakse Cl:



hemiin

Lahjendatud mineraalhapete ja leeliste juuresolekul tekib Hb-st **hematiin** (Fe^{+++}). Selle taandamisel ammoniumsulfiidiga globiini juuresolekul moodustub väga iseloomuliku absorptsioonispektriga **hemokromogeen**.

Valguga seostub heem raua kõrvalvalentside kaudu, mis tõenäoliselt moodustavad sidemed globiini molekulis paiknevate



oksühemoglobiin

imidasoolringide N aatomitega. Natiivne hemoglobiin ühineb kergesti molekulaarse hapnikuga ja muutub oksühemoglobiiniks (HbO_2). Hapnik seotakse seejuures ühest imidasoolringist vabanenud raua kõrvalvalentsiga. Oksühemoglobiin on labiilne, kergesti Hb-ks ja O_2 -ks dissotsieeruv ühend. Sõltuvalt hapniku partsiaalrõhust läheb HbO_2 -ks üle kas rohkem või vähem hemoglobiini (tabel 15).

Tabel 15

Hapniku partsiaalrõhu mõju HbO_2 moodustumisele

O_2 partsiaalrõhk mm Hg	Küllastumise %	
	Hb	HbO_2
0	100	0
5	64	36
10	45	55
20	28	72
40	16	84
100	8	92

Põllumajandusloomade Hb hapniku sidumise võime on liigiti erinev. Veisel seob 0°C ja 760 mm Hg rõhu juures 1 g hemoglobiini 1,0—1,15 cm^3 , seal 1,68 cm^3 ja hobusel 1,33 cm^3 hapnikku. Oksühemoglobiin võib laguneda Hb-ks ja O_2 -ks atmosfäärirõhu vähenemise, temperatuuri tõusu, CO_2 juuresoleku jne. korral. Hemoglobiini üleminekul oksühemoglobiiniks või vastupidi jääb raud kahevalentseks. Järelikult ei ole õige nimetatud reaktsioone käsitada oksüdatsioonina või reduktsioonina.

Arteriaalses veres esineb normaalselt kogu Hb oksühemoglobiini kujul. Kapillaarides dissotsieerub see hemoglobiiniks ja hapnikuks. Viimane difundeerub lümfiki kaudu kudedesse ja kasutatakse seal oksüdatsiooniprotsessideks. Hemoglobiini hapniku sidumise võime on oluliselt mõjustatud kudede ainevahetuses tekkiva süsihappegaasi juuresolekust. Mida rohkem on keskkonnas süsihappegaasi, seda vähem moodustub HbO_2 .

Hemoglobiini ühendid gaasidega. Hemoglobiin võib moodustada ühendeid mitte ainult hapnikuga, vaid ka teiste gaasidega.

Karboksühemoglobiin (HbCO) on oksühemoglobiiniga võrreldes umbes 200 korda stabiilsem ühend. Hemoglobiini iseloomustab suur aktiivsus ühinemises CO-ga. Juba juhul, kui õhus on 1% vingugaasi, läheb 95% hemoglobiinist üle karboksühemoglobiiniks. Süsinikmonoksiid tõrjub HbO_2 -st kergesti hapniku välja, mistõttu juhul, kui sissehingatavas õhus leidub väheselgi määral vingugaasi, suur osa vere HbO_2 -st läheb üle HbCO -ks. Selle tagajärjel tekivad häired hapniku transpordis kopsudest kudedesse. Karboksühemoglobiinis jääb raud nagu oksühemoglobiiniski kahevalentseks.

Methemoglobiin (HbOH) tekib oksüdeerivate ainete [$K_3Fe(CN)_6$ jt.] toimimisel hemoglobiinisse. Seejuures muutub kahevalentne raud kolmevalentseks. Elusas organismis võib methemoglobiin tekkida nitrobenseeni, aniliini jt. oksüdeerijate aurude sissehingamisel. HbOH-l puudub omadus siduda molekulaarset hapnikku, mispärast tema esinemise korral tekivad takistused kudede normaalsest varustamisest hapnikuga. Võrreldes HbCO-ga on HbOH moodustumine organismile vähem ohtlik, sest HbOH võib uuesti taanduda oksühemoglobiiniks. Nimetatud protsessi kiirendab askorbiinhappe juuresolek.

Hemoglobiini ja tema derivaate iseloomustavad spetsiifilised absorptsioonispektrid. Seepärast kasutatakse nende määramiseks spektraalanalüüsimeetodid.

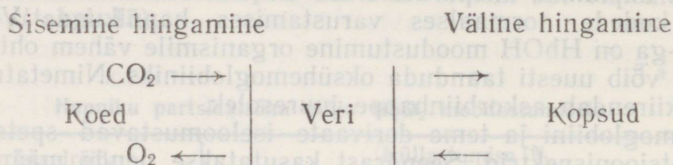
Hemoglobiini lagunemine. Sapipigmendid. Erütrotsüütide lagunemise korral on prosteetiline rühm heem lähteaineks sapipigmentide moodustumisel. Seejuures vabanevat rauda kasutab organism ulatuslikult spetsiifilise valgu **ferritiini** sünteesil, mis deponeerub maksas ja põrnas. Hemoglobiini lõhustumine algab retikuloendoteliaalsüsteemis, põhiliselt põrnas. See protsess kulgeb üle arvukate vaheetappide, kusjuures olulisemaks momendiks on porfiinringi avanemine. Moodustunud sapipigmendid seostuvad valkudega ja suunduvad verega maksa, kus nad vabanevad ja sapi koostisosadena peensoolde juhatakse. Inimese ja koera maksa põhiliseks sekretsiooniproduktiks on **bilirubiin**.

See tekib teise sapipigmenti — biliverdiini — taandamisel. Tumerohelise värvusega biliverdiin on ülekaalus taimtoiduliste loomade sapis. Seedetraktis kuuluvad sapipigmendid edasisele redutseerimisele. Seejuures moodustub rohkesti vaheprodukte, millest tähtsamad on mesobilirubiin, urobilinogeen ja sterkobilinogeen. Neist viimane osutub hemoglobiini laguproduktidest kõige massilisemaks, roojaga eritavaks komponendiks. Öhuhapniku toimet oksüdeerub ta sterkobiliiniks. Urobilinogeen eritatakse organismist uriiniga. Analoogiliselt sterkobiliiniga oksüdeerub ta hapnikuga kokku puutudes urobiliiniks. Inimene eritab iga päev uriiniga umbes 1 mg ja roojaga umbes 250 mg sapivärvaineid. Enamik neist (umbes 70%) pärineb lagunenenud erütrotsüütidest. Ülejäänud osa moodustavad müoglobiini, hemiinfermentide ja muude porfüriinide laguproduktid.

Sapivärvainete suurenenud sisaldust veres nimetatakse **ikteruseks** ehk **kollatõveks**. See võib tekkida sapiteede ummistumise, maksa parenhüümi kahjustuse või kõrgenenud hemolüüsi korral.

Vere respiratoorne funktsioon garanteerib kudede varustamise hapnikuga ja süsihappegaasi eemaldamise organismist. See nn. gaaside vahetus on loomorganismis ulatuslik nähtus. Nii kasutab näiteks inimene normaaltingimustes (ainevahetus 3000 kcal; SI süsteemis $\approx 12,6 \cdot 10^6$ J) umbes 600 liitrit hapnikku ja eritab 480 liitrit süsihappegaasi ööpäevas. Gaaside transporti võimaldab

kopsude suur alveolaarpind, mille kaudu vastuvõetud hapnik hemoglobiini vahendusel juba mõne sekundi jooksul perifeersetesse kudedesse transporditakse. Hingamismehhanismis eristatakse välist (kopsu-) ja sisemist (koe-) hingamist, mida iseloomustab järgmine skeem:



Gaaside vahetus baseerub difusiooni seaduspärasustel, mille kohaselt gaas liigub kõrgema kontsentratsiooni piirkonnast madalama kontsentratsiooni suunas. Ventilatsiooni suund ja ulatus organismis olenevad alveolide pinna kontaktist gaasidega ja verevoolu kiirusest kopsu kapillaarides. Sisse- ja väljahingatavate gaaside koostist iseloomustavad partsiaalrõhkude järgi (mm Hg) järgmised andmed:

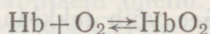
	Inspireeritav õhk	Alveolaarõhk	Ekspireeritav õhk
O ₂	158,2	101,2	116,2
CO ₂	0,3	40,0	28,5
N ₂	596,5	571,8	568,3
Veeaur	5,0	47,0	47,0

Gaasi lahustuvus vedelikus sõltub tema osarõhust gaaside segus ja absorptsioonikoefitsiendist. Hapniku rõhk alveolaarõhus (100 mm Hg) ületab vastavat rõhku venoosses veres (50 mm Hg). Hingamisel ei toimu nimetatud rõhkude täielikku nivelleerumist ja kopsudest lahkuvas veres on O₂ partsiaalrõhk umbes 80 mm Hg. Hapniku transport toimub:

a) lahustumise teel, kusjuures 100 ml verd võib kaasa võtta umbes 0,3 ml O₂;

b) ühinenult Hb-ga, mis, moodustades HbO₂, seob 100 ml veres umbes 20 ml O₂.

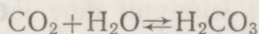
Hemoglobiini reaktsioon hapnikuga on pöörduv ja sõltub selle partsiaalrõhust:



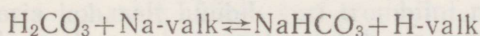
Kopsukapillaaride sisesest O₂ rõhust jätkub Hb täielikuks küllastumiseks hapnikuga. Kudedesise O₂ rõhu juures vabastatakse osa sellest. Arteriaalses veres on kogu hemoglobiinist umbes 96% HbO₂ kujul, venoosses veres vastavalt 64%. Süsihappegaasi rõhu suurenemine põhjustab O₂ järkjärgulist vabanemist HbO₂ koostisest. See protsess, mis kaasneb CO₂ hulga tõusuga veres,

on suure füsioloogilise tähtsusega, sest ta kutsub esile töötavate organite rikkalikuma verevarustuse.

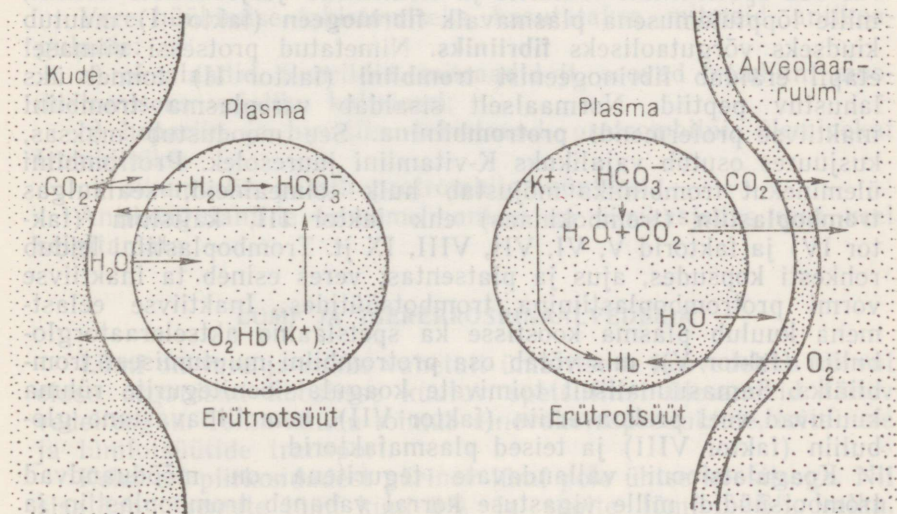
Süsihappegaasist on väike osa plasmas lahustunud, ülekaalukas enamik aga keemiliselt seotud kujul. Arteriaalses veres on süsihappegaasisaldus umbes 50 ja venoosses veres umbes 60 mahuprotsenti. Põhiline osa CO_2 -st on seotud vesinikkarbonaati-dena, millest kaks kolmandikku paikneb plasmas, ülejäänud erütrotsüütides. Kudede ainevahetusprotsessides moodustuv CO_2 difundeerub kapillaaridesse. Erütrotsüütides CO_2 hüdratiseerub **karboanhüdraasi** toimele:



Kopsu kapillaarides toimub sama reaktsioon paremalt vasa-kule (sama fermendi kaastegevusel), kusjuures CO_2 vabaneb karbonaatidest ja eemaldatakse organismist väljahingatava õhuga. Osa vere süsihappegaasist seotakse plasmavalkude leelise-ste sooladega. Nimetatud reaktsioonil baseerub vesinikkarbo-naatide moodustumine (NaHCO_3 plasmas ja KHCO_3 E-des):

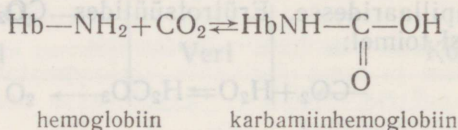


Kudede kapillaarides kõrgel CO_2 partsiaalrõhul kulgeb reak-tioon vasakult paremale, kopsu kapillaarides aga vastupidises



Joonis 30. Erütrotsüütide osa gaaside vahetusel kudedes (vasakul) ja kopsudes (paremal). Nooled näitavad difusiooni suunda.

suunas. CO₂ transpordil etendab tähtsat osa ka Hb. Kudede kapillaarides, kus HbO₂ dissotsieerub, seotakse Hb-ga süsihappe vesinikkarbonaatidena. Kopsu kapillaarides, kus Hb läheb üle HbO₂-ks muutub selle reaktsioon happelisemaks, mis soodustab CO₂ väljatõrjumist vesinikkarbonaatidest. Sel viisil, nn. **karbamiinhemoglobiini** koostises, transporditakse kopsudesse umbes 20% kudedes moodustuvast süsihappegaasist:



Kokku võttes transporditakse kudedes moodustuvast CO₂-st kopsudesse umbes 60% plasma vesinikkarbonaatidena ja keskmiselt 32% rakkude vesinikkarbonaatidena ning karbamiinrühmadena.

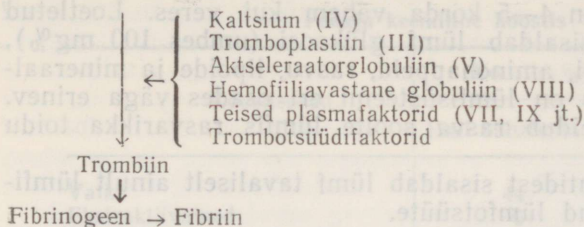
Gaaside vahetust kudedes ja kopsudes kujutab joonis 30.

VERE KOAGULATSIOON (HUÜBIMINE)

Soonte vigastuse korral väljuv veri koaguleerub peatselt. See nähtus, mis kuulub organismi kaitsefunktsioonide hulka, baseerub rea spetsiifiliste faktorite ja fermentide järjestikusel toimel, mille lõpptulemusena plasmavalk **fibrinogeen** (faktor I) muutub kiudseks võrgutaoliseks **fibriiniks**. Nimetatud protsessi viimasel etapil eraldub fibrinogeenist **trombiini** (faktor II) toimel üks lahustuv peptiid. Normaalselt sisaldab vereplasma trombiini inaktiivse profermendi **protrombiinina**. See moodustub maksas, kusjuures osutub vajalikuks K-vitamiini juuresolek. Protrombiini üleminekut trombiiniks mõjustab hulk toimeaineid, sealhulgas **tromboplastiin** (trombokinaas) ehk faktor III, kaltsium (faktor IV) ja faktorid V, VI, VII, VIII, IX jt. Tromboplastiini leidub rohkesti kopsudes, ajus ja platsentas; veres esineb ta inaktiivse vormi protromboplastiinina trombotsüütides. Inaktiivse eelastmena kuulub plasma koostisse ka spetsiaalne aktseleeraatorglobuliin (faktor V), mis võtab osa protrombiini muutumisest trombiiniks. Samasuunaliselt toimivate koagulatsioonitegurite rühma kuuluvad veel prokonvertiin (faktor VII), hemofiiliavastane globuliin (faktor VIII) ja teised plasmafaktorid.

Koagulatsiooni vallandavate teguritena on mõõduandvad trombotsüüdid, mille vigastuse korral vabaneb tromboplastiin ja käivitub trombiini moodustumise komplitseeritud mehhanism. Viimast võib lihtsustatud kujul skemaatiliselt iseloomustada järgmiselt:

Protrombiin



Kirjeldatud protsessi võib tingimisi jaotada kolmeks faasiks. **Esimeses faasis** aktiveerub vigastatud trombotsüütidest vabanev inaktiivne tromboplastiin Ca^{++} **prokonvertiini** ja hemofiiliavastase globuliini mõjul. **Teises faasis** moodustub **protrombiinist** tromboplastiini toimel aktiivne **trombiin**. Seda protsessi kiirendab faktor V (aktseleeraator). **Kolmandas faasis** muutub fibrinogeen fibriiniks ja tekib **tromb**.

Vere koagulatsiooni fermentatiivse teooria esialgsel kujul töötas välja Tartu ülikooli õppejõud A. Schmidt möödunud sajandil. Selle teooria kohaselt hüübib veri trombiini mõjul, kusjuures kaltsiumi soolade olemasolu korral muutub plasmavalk fibrinogeen trombi moodustavaks fibriiniks. Nimetatud seisukohtade baasil on kujunenud kaasaegne teooria vere koagulatsioonist. Seejuures on selgunud, et vere hüübimine kulgeb üle paljude vahereaktsioonide, millest võtab osa rohkesti aktivaatoreid, inhibiitoreid ja antiinhibiitoreid.

Vere hüübimise takistamiseks kasutatakse mitmeid antikoagulante:

- oksalaadid, fluoriidid, tsitraadid jt. seovad trombiini moodustumiseks vajaliku kaltsiumi;
- hepariin ja hirudiin takistavad protrombiini üleminekut trombiiniks;
- dikumariin pärsib protrombiini sünteesi.

Antikoagulantide toimemehhanism on üksikasjades seni veel selgitamata.

LÜMF JA TSEREBROSPINAALVEDELIK

Lümf on vere ja rakke vahetult ümbritseva koevedeliku kõrval elusa organismi koostisse kuuluv spetsiifilisi ülesandeid täitev vedel organ. Tema kaudu toimub ainevahetusproduktide, toitainete ja lümfotsüütide transport.

Keha eri piirkondadest pärinev lümf pole ühtse koostisega. Nii sisaldab jäsemete lümf kuni 3% ja soolte lümf 5–6% valku. Maksast pärinevas lümfis võib valgusisaldus ulatuda 8%-ni. Nagu vereplasmaski, leidub lümfis albumiine, globuliine, fibrinogeeni ja protrombiini. Umbes 45% veise lümfi valkudest moodustavad

albumiinid, 20% α -globuliinid, 12% β -globuliinid ja 23% γ -globuliinid. Fibrinogeeni on 4—5 korda vähem kui veres. Loetletud koostisosade kõrval sisaldab lümf glükoosi (umbes 100 mg%), karbamiidi, kreatiini, aminohappeid, rasvu, lipoide ja mineraalaineid. Rasvasisaldus on lümfisüsteemi eri osades väga erinev. Rohkesti (2—4%) leidub rasva soolte lümfis rasvarikka toidu seedimise ajal.

Rakulistest elementidest sisaldab lümf tavaliselt ainult lümfi-sõlmedes moodustunud lümfotsüüte.

Tserebrospinaalvedelik (liikvor) paikneb pea- ja seljaaju subarahnoidaalruumis ning aju ventriikulites. Ta sisaldab umbes 98—99% vett ja vähesel hulgal (0,02%) valku. Mittevalgulisi orgaanilisi ühendeid sisaldab liikvor keskmiselt 0,5% ja anorgaanilisi aineid kuni 0,8%. Loomade tserebrospinaalvedeliku koostist iseloomustavad järgmised andmed:

	Vesi %	NaCl %	Orgaaniline aine %	pH
Hobune	99,0	0,6	0,4	7,6
Veis	98,9	0,7	0,4	7,6

Ainult väike osa ajurakkudest on liikvoriga otseses kontaktis, ülejäänud toituvad vereringe kaudu.

NÄRVIKOE KEEMIA

Närvikude iseloomustavad komplitseeritud struktuur ja keemiline koostis ning biokeemiliste protsesside suur spetsiifilisus. Teiste kudede hulgas paistab närvikude silma rohke lipoidide sisalduse poolest. Seejuures on regionaalsed erinevused küllaltki märgatavad. Näiteks kõigub lipoidide hulk kesknärvisüsteemi eri osade kuivaines 65 ja 75% vahel.

Imetajate peaaegu keemilist koostist iseloomustavad järgmised keskmised andmed (%-des): vett 78, valku 8, lipiide 12—15, süsivesikuid 0,1, anorgaanilisi ühendeid 1,0. Toodud näitajate piirides on halli ja valge substantsi keemiline koostis erinev, nagu nähtub tabelist 16.

Vett leidub aju hallis substantsis 84% ja valges 74%.

Närvikoe valgud sarnanevad füüsikalis-keemiliste ja keemiliste omaduste poolest albumiinide ja globuliinidega, omades seejuures närvikoe koostisosadele iseloomulikke jooni. Nii on neuroglobuliinid lähedased desoksüribonukleoproteiididele; nende koostises leidub umbes 0,5% fosforit. Kõrge ribonukleiinhapete ja desoksüribonukleiinhapete sisaldus on iseloomulik eriti aju hallile substantsile. Spetsiifiliste närvisüsteemi valkude hulka kuuluvad **neurostromiin**, mille hulk suureneb seoses looma vanusega, ja närvikiudude kesta koostises leidub **neurokeratiin**. Viimane sarnaneb oma halva lahustuvuse poolest sidekoe keratiiniga, kuid

Peaaju keemiline koostis

Koostisosad	Koostis %-des kuivainest	
	Hall substants	Valge substants
Valk	44	27
Ekstraktiivained	6	3
Lipiidid	44	67
Sealhulgas: letsitiinid	20	17
kefaliinid	6	13
kolesteriin	6	17
tserebrosiidid	6	17
Mineraalained	6	3

on sellega võrreldes vähem stabiilne seedetrakti fermentide toime suhtes. Vähesel hulgal sisaldab aju **kollageeni** ja **elastiini**. Ajuvalkude aminohappelise koostist iseloomustab vähene glükokollija rohke (kuni 26%) glutamiinhappesisaldus. Karakterne aju valgulisele koostisele on rikkalik valgu-lipiidi komplekside (lipoproteiidide) esinemine.

Fermentidest leidub ajus amülaasi, maltaasi, letsitinaasi, koliinesteraasi (neuronites atsetüülkoliinesteraasi, gliiarakkudes mitte-spetsiifilist koliinesteraasi), proteinaase jt. Redoksfermentide rühma esindajatena sisaldab aju peroksüdaasi, katalaasi ja tsütokroome. Loetletute kõrval on leitud glükolüüsi katalüüsivaid fermente, adenosiintrifosfataase jne.

Lipiidid, aju kõige karaktersemad koostisosad, on esindatud arvukalt. Umbes poole aju lipiididest moodustavad fosfatiidid (letsitiinid, kefaliinid, seriinfosfatiidid, atsetaalfosfatiidid, sfingomüeliinid jt.) Kvantitatiivses mõttes järgmisel kohal on steriivid, põhiliselt vaba kolesteriinina. Spetsiifiliste lipiidide tüüpilisteks esindajateks ajus on tserebrosiidid. Aju lipiidse osa rasvhappelises koostises on ülekaalus küllastumata, sageli mitme kaksiksidemega rasvhapped, mis enamikus kuuluvad lipiidide, vähemal määral triglütseriidide struktuuri. Suur osa ajus leiduvatest lipiididest moodustab komplekse valkudega.

Süsivesikud ja ekstraktiivained. Vaba ja seotud glükogeeni sisaldus ajus on keskmiselt 70—150 mg%. Ta jaotub aju eri osades ebaühtlaselt. Lämmastikku sisaldavad ekstraktiivained lokaliseeruvad põhiliselt hallis substantsis; nende sisaldus suureneb seoses looma vanusega. Peaajus leidub adenosiintrifosfaati, kreatinfosfaati, kreatiini, atsetüülkoliini, sümpatiini, puriin-aluseid, glutamiinhapet, ammoniaaki jne. Lämmastikuta ekstraktiivainetest sisaldab aju glükooosi (umbes 100 mg%), piimhapet, inosiiti jt.

Mineraalainetest leidub ajus rohkesti (530 mg%) kaaliumi, fosforit (360 mg%) ja naatriumi (312 mg%), vähemal hulgal (15 mg%) kaltsiumi. Mikroelementidest sisaldab aju vaske, tsinki, mangaani, joodi ja molübdeeni. Viimase kõrge sisaldus on iseloomulik hällile substantsile.

Seljaaju keemilist koostist iseloomustavad tabelis 17 toodud andmed.

Tabel 17

Seljaaju keemiline koostis

Koostisosad	Sisaldus kuivaines %
Valgud	8,0— 8,7
Lipiidid	25,5—28,6
Sealhulgas: kolesteriin	3,8— 4,1
letsitiinid	3,7— 6,9
kefaliinid	5,5— 8,5
tserebroosiidid ja sfingomüeliinid	5,7— 6,8

Kuivaine sisaldus seljaajus on 35—37%.

Ainevahetus närvisüsteemis karakteriseerub aeroobsete protsesside suure intensiivsusega. Teiste loomsete kudede hulgas paistab närvikude silma rohke hapniku tarbimise poolest. Juba lühiajaline hapnikuvaegus organismis põhjustab raskeid häireid närvisüsteemi talitluses. Aju ainevahetuse tähtsamaks substraadiks on glükoos, mis peaaegu täielikult oksüdeeritakse lõpuni ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$). Piimhappe kui anaeroobse glükolüüsi lõpp-produkti esinemist ajus täheldatakse ainult hapniku defitsiidi korral. Glükoosi kasutamise kõrval toimub aju samuti pidev ja intensiivne polüsahhariidide (glükogeeni), lipiidide ja valkude lõhustumine ning resüntees. Keskse tähtsusega aju energeetilises ainevahetuses on ATP. Aeroobne ainevahetus garanteerib nimetatud ühendi pideva resünteesi, mistõttu aju ATP sisaldus selle suurest kulutusest hoolimata säilib tavaliselt konstantsena.

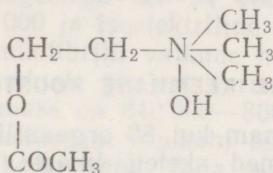
Närvisüsteemi talitluse intensiivistumisega kaasneb hapniku ja toitainete, eeskätt glükoosi tarbimise suurenemine. Samaaegselt täheldatakse makroergiliste ühendite (ATP jt.), valkude, lipiidide ja glükogeeni utilisatsiooni ning resünteesi tõusu. Kestva erutus seisundi korral võib märgatavalt kahaneda ATP ja kreatiinfosfaadi hulk ajus ning samaaegselt kasvada ADP sisaldus. Aju aktiveerunud tegevust iseloomustab põhiliselt süsivesikute ning lämmastikuühendite ainevahetuse lõpp-produktide — CO_2 ja NH_3 erituse suurenemine. Une ajal väheneb hapnikuvajadus

ning süsivesikute, lipiidide ja valkude käivet iseloomustavate keemiliste protsesside intensiivsus.

Perifeersetel närvidel ainevahetuses on glükoosi kui energiateeliste protsesside lähteaine osatähtsus tõenäoliselt väiksem. Seda kinnitab respiratoorse koefitsiendi lähenemine 0,8-le, mis näitab mittedüsivesikulise päritoluga ainete kasutamist oksüdatsiooniprotsessides. Ajas on respiratoorne koefitsient (1) iseloomulik süsivesikute utilisatsioonile.

Erutuse ülekandmise protsess, närviimpulsside edasikandmine organitele neis paiknevates närvilõpmetes realiseerub spetsiifiliste ainete — mediaatorite vahendusel. Tõenäoliselt toimub analoogiliste põhimõtete alusel erutuse juhtimine ka kesknärvisüsteemis.

Parasümpaatiliste ja motoorsete närvidel ärritusega kaasneb atsetüülkoliini vabanemine närvilõpmetes ja sünapסים. Moodustuv atsetüülkoliin laguneb koliinesteraasi toimel peatselt koliiniks



atsetüülkoliin

ja äädikhappeks, kaotades seejuures oma aktiivsuse. Samaaegselt toimub atsetüülkoliini süntees, millest spetsiifiliste fermentide kõrval võtavad osa koensüüm A ja ATP. Järelikult sõltub närviimpulsside normaalne edasiandmine adenosiintrifosfaadi olemasolust organismis.

Sümpaatiliste närvidel ärritus kutsub esile **sümpatiini** moodustumise. Viimane koosneb põhiliselt noradrenaliinist, adrenaliinist ja nende muundumise produktidest. Kesknärvisüsteemi ja sümpaatiliste keskuste erutus seisund põhjustab samuti ka atsetüülkoliini vabanemist.

Atsetüülkoliini ja sümpatiini (adrenaliinitaoliste ainete) kõrval funktsioneerib sensibiilsetel närvidel mediaatorina aminohappe histidiini derivaat — **histamiin**.

Ülalkirjeldatud, mediaatoritena tuntud ainete toimet mõjustavad mõned närvikoe, kuid ka teiste kudede ainevahetuses moodustuvad ühendid, nagu ATP, valkudes olevad vabad SH-rühmad jt. metaboliidid.

LIHASKOE KEEMIA

Lihaskude, kaasa arvatud südame ja silelihaskude, moodustab imetajatel umbes 40% kehakaalust. Lihaskoe kui organismi suurima organi ainevahetuse arvele langeb töö intensiivsusest sõltuvalt 40—50% või enamgi põhikäibest. Lihaskude tarbib ligikaudu $\frac{2}{3}$ kuni $\frac{3}{4}$ organismis soojusena produtseeritavast energiast, etendades seega otsustavat osa kehatemperatuuri regulatsioonis. Lihaskude võimaldab reguleerida elusa loomorganismi tähtsaid füsioloogilisi funktsioone: keha liikumist, hingamist, seedimist, vereringet jne. Orgaanilistes ühendites peituv energia transformeeritakse mehhaaniliseks tööks lihastes lokaliseeruva keeruka spetsialiseerunud aparaaadi kaudu, kus kooskõlastatult talitlevad lihase struktuurielemendid ja järjestikku funktsioneerivad biokatalüütilised süsteemid. Loetletud komplitseeritud ülesannete täitmiseks on kohaldunud lihaskoe keemiline koostis ja siin toimuvad biokeemilised protsessid.

LIHASTE KEEMILINE KOOSTIS

Lihaskude koosneb enam kui 80 orgaanilisest ja anorgaanilisest komponendist. Andmed skeleti lihaste koostisse kuuluvate tähtsamate ainete rühmade kohta on toodud tabelis 18.

Tabel 18

Lihaskoe keemiline koostis

Koostisosad	Sisaldus %-des
Vesi	70 —75
Orgaaniline aine	23 —28
Valgud	18 —22
N sisaldavad ekstraktiivained	1,0— 1,7
N-ta ekstraktiivained	0,7— 1,35
Lipiidid	2,0— 3,0
Müneraalained	1,0— 1,5

Valgud moodustavad keskmiselt 80% lihaskoe kuivainest. Keemilise koostise ja füüsikalise-keemiliste omaduste poolest sarnanevad tähtsamad lihaste valgud albumiinide ja globuliinidega, omades seejuures mõningaid spetsiifilisi jooni. Lokalisatsiooni järgi kostruktuuris eristatakse sarkoplasma, müofibrilli, tuuma ja sarkolemmi valke. Põhiliste valgufraktsioonide osatähtsus valgu koguhulgast %-des on järgmine:

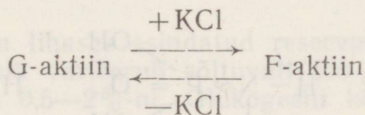
Müogeen	20
X-globuliin	20
Müosiin	40
Aktiin	15
Muud valgud	5

Müogeen, albumiini tüüpi sarkoplasma valk, koosneb kahest fraktsioonist: A- ja B-müogeenist. Müogeenid isoleeritakse lihast 0,1 M KCl-lahusega. A-müogeeni molekulmass on 150 000; ta moodustab umbes 20% kogu müogeeni hulgast lihases. B-müogeeni hulk on suurem (vastavalt 80%) ja molekulmass 80 000—90 000. A-müogeeni omab glükolüüsisüsteemi fermentidele iseloomulikke aktiivsust. B-müogeeni puuduvad fermentatiivsed omadused; denatureerudes muutub ta lahustumatuks müogeenifibriiniks.

X-globuliin moodustab 20% lihase valkudest. Omadustelt on X-globuliin lähedane globuliinidele. Teda isoleeritakse lihase plasmast nagu müogeeni 0,1 M KCl-lahusega. X-globuliini molekulmass on 160 000 ja isoelektriline täpp pH 5,2.

Müosiin kuulub müofibrilli valkude hulka. Keemiliste ja füüsikalise-keemiliste omaduste poolest sarnaneb müosiin globuliinidega. Tema molekulmass on 840 000—860 000. Teda isoleeritakse lihast 0,6 M KCl-lahusega. Müosiin on kontraheeruvate lihase valkude rühma põhikomponent. Teda iseloomustab adenosintri-fosfataasile omane aktiivsus (võime lõhustada $ATP \rightarrow ADP + H_3PO_4$). Müosiin pole ühtne valk. Proteinaaside toimel laguneb ta kaheks komponendiks: nn. raskeks meromüosiiniks ja kergeks meromüosiiniks.

Aktiin on vees lahustuv, lahustes viskoosne, kergesti tardeid moodustav valk. Lihastes esineb aktiin fibrillaarse (F-) ja globulaarse (G-) aktiinina. Mõlemad võivad sõltuvalt mineraalsoolade, näiteks 0,1 M KCl olemasolust või puudumisest keskkonnas üksteiseks üle minna. G-aktiini muutumine F-aktiiniks toimub lihaste



talitluse ajal, kusjuures F-aktiin (aktiivne aktiin) moodustab kompleksühendi müosiiniga — **aktomüosiini**. Viimane osutub mehhaanilist tööd sooritavaks kontraheeruvaks substraadiks lihases.

Aktomüosiin on raskest meromüosiinist ja F-aktiinist koosnev kõrge molekulmassiga (1 600 000—3 900 000) kompleksühend. Temale on iseloomulik müosiini adenosintri-fosfataasne aktiivsus. ATP ja Mg^{++} juuresolekul fermendi isomeraasi toimel dissotsi-

eerub aktomüosiin oma ehituskomponentideks — aktiiniks ja müosiiniks.

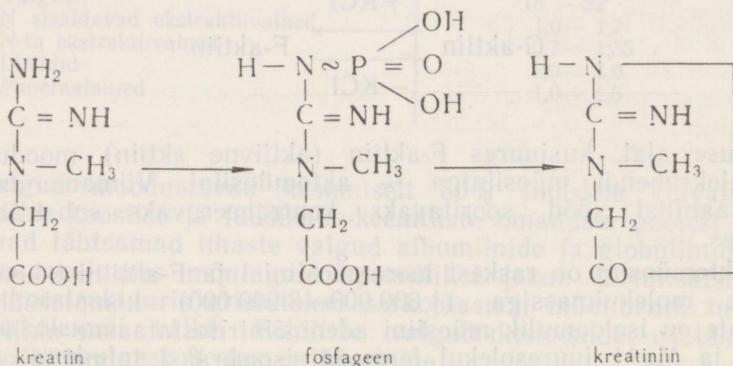
Peale loetletute leidub lihases veel rohkesti sarkoplasma, müofibrillide, tuumade ja sarkolemmi koostisse kuuluvaid vähem uuritud valke. Skemaatiline ülevaade valkude paiknemisest lihaskoe struktuurielementides on järgmine:

Müofibrillid	Sarkoplasma	Tuumad	Sarkolemm
Müosiin	Müogeen	Happeline valk	Kollageen
Aktiin	λ -globuliin	Jääkvalk	Elastiin
Aktomüosiin	Müoglobuliin	Nukleoproteiidid	Retikuliin
Tropomüosiin	Müoalbumiin	(DNA)	Mutsiinid
Deltaproteiin	Nukleoproteiidid (RNA)		Mukoidid
			Neurokeratiinid
			Lipoproteiidid

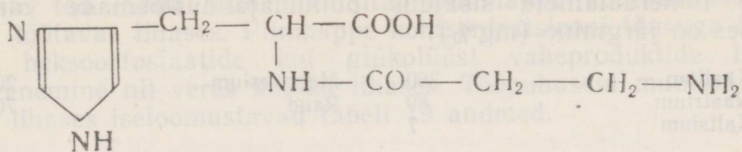
Lahustuvuse alusel klassifitseeritakse lihase valgud **vees lahustuvateks** (põhiliselt sarkoplasmas), **soolalahustes lahustuvateks** (müofibrilli valgud) ja rakustruktuuriga tihedalt seotud raskesti lahustuvateks **stroomavalkudeks**. Viimased moodustavad umbes 20% lihase valgulisest osast.

Lämmastikku sisaldavad ekstraktiivained kuuluvad lihase talitluse seisukohast põhiliselt katalüütilise iseloomuga madalmolekulaarsete, vees lahustuvate lämmastikku sisaldavate ühendite hulka.

Kreatiin ja kreatiinfosfaat on lihase talitluses keskse tähtsusega ühendid. Kreatiin on guanidiinäädikhappe metüülitud derivaat. Tema hulk värskes lihases ulatub 0,1—0,5%-ni, kusjuures valgete lihaste kreatiinisaldus on punaste lihastega võrreldes kõrgem. Lihase kontraktsioonist võtab kreatiin osa kreatiinfosfaadina (fosfageeninna), mis fosforhappe eraldudes muutub kreatiiniiniks:



Karnosiin on β -alaniinist ja histidiinist koosnev dipeptiid. Lihase ainevahetuses võtab ta osa ATP ja fosfageeni moodustumisest. Karnosiinisaldus lihases on 0,1—0,4%.

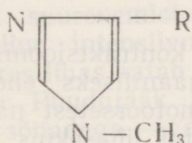


karnosiin

Karnosiini metüülitud derivaat **anseriin** etendab lihase ainevahetuses karnosiiniga analoogilist osa.

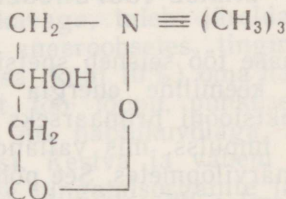
Karnitiin kuulub funktsioonilt tõenäoliselt metüülrühmade donaatorite hulka. Tema sisaldus lihases on 20—50 mg%.

Peale loetletute arvatakse lihase lämmastikku sisaldavate ekstraktiivainete hulka adenosüüfosfaadid (ATP, ADP, AMP), inosiinhape, NAD, NADP, atsetüülkoliin, glutatioon, puriinalused, aminohapped (rohkesti glutamiinhapet ja glutamiini), kusihape, karbamiid jt. ühendid.



anseriin

(R - analoogiline karnosiiniga)



karnitiin

Süsivesikud on lihases esindatud reservpolüsahhariidi **glükogeenina**. Selle hulk varieerub sõltuvalt töö-, toitumis- jt. tingimustest, ulatudes 0,5—2%-ni. Glükogeeni kõrval sisaldab lihas mõningaid tema ainevahetuse vaheprodukte — monoosfosforhappe estreid ning piim- ja püroviinamarihapet. Süsivesikud ja nende derivaadid on lihase lämmastikuta ekstraktiivainete rühma põhi-komponentideks.

Lipiidid täidavad lihase koostises ja ainevahetuses põhiliselt kahesugust ülesannet:

a) lipiidid (kolesteriin ja letsitiinid) ning osa triglütseriididest kuuluvad lihase protoplasma koostisse ehitusainena; need on tihedalt seotud teiste lihaste struktuurielementidega, (valkudega) ega kuulu kasutamisele energeetilisteks vajadusteks;

b) sarkoplasmas peente tilgakestena paiknev rasv leiab tõenäoliselt kasutamist reserv-energiaallikana.

Protoplasma lipiidide hulk ei ületa tavaliselt 1%.

Mineraalained moodustavad lihase kaalust 1—1,5%. Tähtsamate mineraalainete sisaldus põllumajandusloomade värskes lihases on järgmine (mg %):

Kaalium	360	Magneesium	20
Naatrium	80	Raud	70
Kaltsium	7		

Vähesel hulgal leidub lihaskoes tsinki, vaske, mangaani, koobaltit, alumiiniumi jt. elemente.

Südame lihaskude erineb keemiliselt koostiselt skeleti lihaskoest vähesel määral. Ta sisaldab skeleti lihaskoega võrreldes rohkem fosfatiide, glutamiinhapet ja glutamiini, kuid vähem ATP-d, kreatiinfosfaati, kreatiini ja glükogeeni.

Silelihaskude sisaldab valkude kõrval skeleti lihaskoega võrreldes suhteliselt vähem ekstraktiivaineid. Aktomüosiini kompleksi kuuluvaid valke leidub silelihaskoes vähesel hulgal. Ta on kohanenud kestvaks, kuid mitte kiireks kontraktiilseks talitluseks.

LIHASE TÖÖPUHUSED BIOKEEMILISED PROTSESSID

Lihase töö seisneb spetsiifiliste valkude kontraktsioonis, mille kaudu keemiline energia muundub mehhaaniliseks energiaks. Kontraktsiooni primaarseks eelduseks on mootorsetest närvidest lähtuv impulss, mis vallandab atsetüülkoliini lihasekius paiknevates närvilõpmetes. See põhjustab ionide (põhiliselt K^+) ümberpaigutamise lihasekius ja viimasest tingitud potentsiaalide vahe lülitab käiku kontraktsiooni võimaldava energeetilise mehhanismi. Energia produtseerimine ja ülekandmine kontraheeruvale substantsile moodustab lihase kontraktsiooni kemismi spetsiaalse probleemi. Viimane on seotud intermediaarse ainevahetusega, energiavarude moodustamisega ja kasutamisega,ioonvahetusega jt. lihase mehhanokeemia spetsiifiliste reaktsioonidega.

Lihase kontraktsiooniks kasutatava energia põhiliseks produtseerijaks on süsivesikute ainevahetus. Puhkeolukorras on lihase ainevahetuse tase madal ja vastavalt sellele energia kulu väike. Viimane suureneb aga tugevasti intensiivselt funktsioneerivas lihases, kusjuures on iseloomulik energeetilise lähteaine tarbe järsk tõus. See eeldab intensiivistunud verevarustust, mida aga kontraheerunud lihased veresoonte komprimeerumise tõttu takistavad. Järelikult võib töötavas lihases toimuda põhiliselt anaeroobne glükogenolüüs. Mõningal määral kompenseerib töötavas lihases hapniku puudujääki O_2 salvestav **müoglobiin**. Kolmandaks kaalukaks faktoriks lihase energeetilise lähteaine vaja-

duse rahuldamisel on energiarikaste orgaaniliste fosfori ühendite varu olemasolu lihaskoes.

Süsivesikute ainevahetuse, põhiliselt glükolüüsi intensiivistumisega kaasneb igasugune, ka lühiajaline (üle 2—3 sek. kestev) lihaste töö. Seda väidet kinnitab piimhappe kontsentratsiooni tõus töötavas lihases. Piimhappe kontsentratsiooni tõusuga kaasneb heksoosfosfaatide kui glükolüüsi vaheproduktide hulga suurenemine nii veres kui ka lihases. Tööpuhuseid muutusi küüliku lihases iseloomustavad tabeli 19 andmed.

Tabel 19

Tööga kaasnevad muutused küüliku lihase keemilises koostises

Režiim	Glükogeen mg%	Piimhape mg%	Heksoosmono- fosfaadid (glükoosi mg%)	Heksoosdifos- faadid (glükoosi mg%)
Puhkus	2423	410	231	27
Töö	1503	1000	552	229

Arvestades intensiivselt töötava lihase hapnikutarbe paljukordset suurenemist, võrreldes puhkavaga, tuleb järeldada, et lühiajaline intensiivne töö toimub anaeroobsetes tingimustes, kusjuures lihas katab ainult väikese osa (kuni 10%) oma hapnikutarbest. Puudujääk kaetakse pärast töö lõppu, puhkuse ajal. Teiste sõnadega — organism töötab nn. hapnikuvõlaga, ammutes energiat üle glükolüüsiprotsessi. Kestva ja vähem pingutava töö korral, mis annab võimaluse hingamisorganite ja vere ringe kohanemiseks, rahuldatakse suurem osa organismi hapnikutarbest. Nii võib pikemaajalise mõõduka lihaste töö korral organismi hapnikuvõlg kujuneda hoopis tagasihoidlikuks või kaetakse hapniku kulutus vastavalt tema tarbele täielikult.

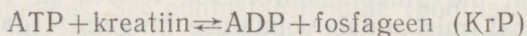
Enamik lihase töö korral moodustuvast piimhapest sünteesitakse maksas, osaliselt ka lihastes tagasi glükogeeniks. Väiksem osa (17—25%) aga oksüdeeritakse energiavabade lõpp-produktiideni.

Võrreldes teiste kudede, on lihase hingamise fermentatiivne süsteem märgatavalt lihtsam ja spetsialiseerunud. Lihastes funktsioneerivas trikarboonhapete tsükliks oksüdeeruvad põhiliselt süsivesikud. Lipiidide oksüdatsioon on märgatavalt pidurdunud. Iseloomulik on ka lihase ainevahetust katalüüsivate fermentide lokaliseerimine koe struktuuri-elementides. Nii paiknevad glükolüüsi fermentsid sarkoplasmas, terminaalsete oksüdatsiooni katalüsaatorid aga mitokondrites.

Puhkeajal taastub tööle eelnenud seisund organismis. Liha-

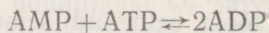
sest kõrvaldatakse siia kogunenud ainevahetusproduktid, uuendavad energeetilise lähteaine varud ja lihase struktuurilemendid paigutuvad ümber tööeelsesse seisundisse. Puhkeaegset ainevahetust skeleti lihastes iseloomustab aeroobsete protsesside ülekaal, mis annavad energiat kudede koostisosade taastamiseks ja uute kudede ülesehitamiseks. Aeroobse fosforüleerumise teel resünteeruvad energiarikaste ühendite — ATP ja fosfageeni varud. Töö lõppedes leidub veres ja kudedes rohkesti lõplikult oksüdeerumata ühendeid — piimhapet ja ketoaineid, mis osutuvad puhkeaegsete oksüdatsiooniprotsesside substraatideks. Mida rohkem on töö lõpul lihastes ADP-d, kreatiini ja anaeroobse ainevahetuse produkte, seda intensiivsemalt kulgeb taastumine. Järelikult lühiajalise intensiivse töö järel saavutab lihas tööeelse olukorra kiiremini kui kauakestva töö korral, kus tööpuhuste muutuste kõrvaldamiseks võib kuluda mitu päeva. Lihase üksikute koostisosade normaalne sisaldus ei taastu tööjärgsel perioodil üheaegselt. Esimeses järjekorras resünteeritakse fosfageen, seejärel glükogeen ja lõpuks valgud. Nii kulub pärast 15 minutit kestnud tööd fosfageeni tööeelse sisalduse saavutamiseks looma lihastes 30—40 minutit, valkude resünteeriks aga 6 tundi. Ka eri organites ei saabu tööeelne seisund üheaegselt. Glükogeenisisaldus normaliseerub kõigepealt peaaegu, seejärel südamelihases, hiljem skeleti lihastes ja maksas.

Lihase energiavarud. Võrreldes teiste kudedega, leidub lihastes rohkesti adenosinotriifosfaati ja kreatinifosfaati (KrP). Viimane etendab kiiresti funktsioneerivas energia ülekandesüsteemis põhilise vahelüli osa. KrP sünteeritakse kreatiini ja ATP vahelises reaktsioonis **kreatiinifosfoferaasi** kaastegevusel:



Süntees toimub dünaamilise tasakaalu olukorras, sest KrP energiavaru ületab mõningal määral ATP terminaalse sideme energiasisaldust. Sama fermendi osavõtul laguneb KrP makroergiline side, mille arvel ATP moodustumise energia kantakse üle kontraheeruvale valgule. Fosforhappe eraldumisega KrP molekulist tekib kreatiini anhüdriid — kreatiniin. See ei ole antud tingimustes võimeline tagasi kreatiiniks hüdrolyüssuma, vaid suubub vereplasma vahendusel neerude kaudu uriini.

Kreatiin võib kreatiinifosfoferaasi vahendusel reageerida ainult ATP äärmise fosforhappe jäägiga. Seetõttu ei ole makroergilist sidet sisaldav ADP fosfageeni taastamiseks kasutatav. Ka ei ole võimalik AMP taastamine ATP-ks üle kreatiinifosfaadi. See toimub teise lihases leiduva fermendi **müokinaasi** (adenülaatkinaasi) abil järgmiselt:



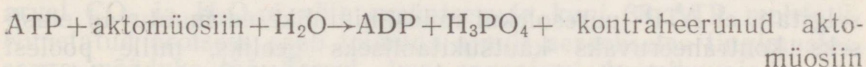
Kirjeldatud pöörduv reaktsioon toimub nagu fosfageenigi moodustumine dünaamilise tasakaalu tingimustes. Kudeses leiduv AMP võib ATP ja adenülaatkinaasi juuresolekul üle minna ADP-ks ja viimane muutub omakorda kreatiinfosfoferaasi toimel ATP-ks.

Kreatiinfosfaadi ja teiste energiadepoode varu suurust 1 g konna lihaste substantsi kohta võib iseloomustada kalorites järgmiselt (B. Straubi j.):

2 ATP makroergilist sidet	0,06 cal (SI süst. 0,25 J)
Kreatiinfosfaadi fosfaatsidemed	0,16 " (" 0,67 J)
Glükogeeni lagunemine piimhappeni	1,2 " (" 5,04 J)
K/Na ionide ümberpaigutumisest tulenev potentsiaalide vahe	0,18 " (" 0,76 J)

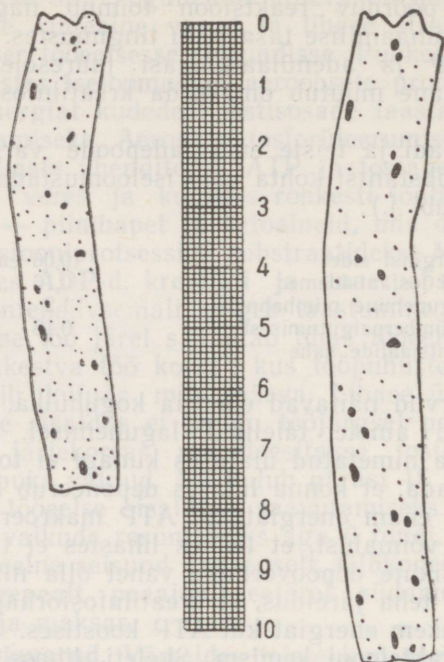
Eeltoodud arvud näitavad energia koguhulka, mis võib vabaneeda kirjeldatud ainete täielikul lagunemisel. Füsioloogilistes tingimustes seda nimetatud ulatuses kunagi ei toimu. Andmetest võib aga järeldada, et konna lihases deponeerub fosfogeeni kujul ligi kolm korda enam energiat kui ATP makroergilistes sidemetes. Arvestades võimalust, et teistes lihastes ei tarvitse energiavaru jaotus üksikute depoovormide vahel olla nii reljeefselt erinev, tuleb siiski teha järeldus, et kreatiinfosforhappena salvestub märgatavalt rohkem energiat kui ATP koostises.

Lihase kontraktsiooni kemism. Skeleti lihase kiudude kontraktsioon toimub aktomüosiini ja ATP vahelise reaktsiooni tagajärjel. Seejuures laguneb ATP makroergiline side, tekivad ADP ja ortofosforhape ning müofibrilli valk aktomüosiin läheb üle kontraheerunud seisundisse:



ATP defosforüleerumisega kaasneb selle terminaalses sidemes deponeerunud energia vabanemine, mille arvel toimub kontraktsioon (resp. lihase töö). Kirjeldatud reaktsioon ongi põhilüliks keemilise energia muundumisel mehhaaniliseks tööks, kusjuures makroergilistes sidemetes (ATP) akumulunud energia muutub mehhaaniliseks energiaks vahepealse soojuse moodustumiseta.

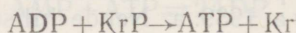
Iseloomulik ülalkirjeldatud protsessile on asjaolu, et kontraheeruv valgukompleks aktomüosiin on samaaegselt energia ülekande reaktsiooni katalüsaatoriks, mille toimel ATP laguneb ADP-ks ja H_3PO_4 -ks. Reaktsioon toimub anaeroobsetes tingimustes ja vabastab 8 kcal (SI süsteemis $33,5 \cdot 10^3$ J) iga gramm-molekuli eraldunud fosforhappe kohta. Müosiini katalüütilise osa lihase kontraktsiooni protsessis avastasid V. A. Engelhardt ja M. N. Ljubimova 1939. a. Nende hilisemates uurimistöödes



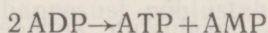
Joonis 31. Aktomüosiinifibrilli kontrakt-sioon. Vasakul ATP toimel kontra-heerunud aktomüosiininiidike.

selgitati, et ATP juuresolekul müosiininiidikesed muutuvad elast-seks kontraheeruvaks kautšukitaoliseks geeliks, mille poolest nähtus meenutab lihaste kontraktiooni. Aktiinil puuduvad fer-mentatiivsed omadused, need on iseloomulikud kas aktiini-müo-siini kompleksile, müosiinile või teistele müosiini ühenditele. Adenosiintrifosfataasne aktiivsus sõltub tõenäoliselt müosiinis olevatest vabast HS-rühmadest. Töötavas lihases suureneb müosiini vabade HS-rühmade hulk, puhkeajal aga väheneb. Lihase pideva töövõime eelduseks on järelkult vahetpidamatu ATP lagu-nemine, mis võimaldab müosiinil säilitada seost aktiiniga ja elastset struktuuri. Niipea kui ATP varu lõpeb, kaotab müosiin oma kontraktioonivõime. Seejuures katkeb ka müosiini ja aktiini vaheline side.

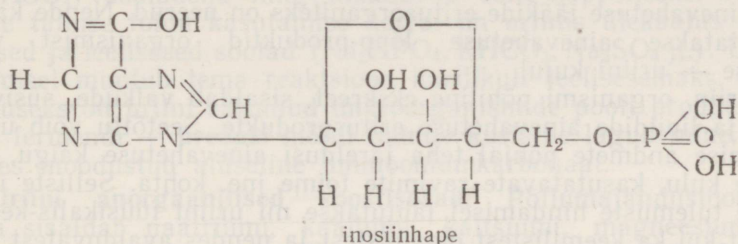
Lihase pideva töövõime eeltingimuseks on kontraktsoonide-vahelisel perioodil uuendada ATP varu. See toimub ühelt poolt fosfageeni kaudu, mis annab ADP-le üle oma makroergilise side-mega fosforhappe:



ATP süntees võib toimuda ka üle müokinaasreaktsiooni:



Viimane tee on eelmisega võrreldes vähem produktiivne, sest see kaasneb võimalusega, et moodustuv AMP pöördumatult desamiinub, minnes üle inosiinhappeks ja vabastades NH_3 :



Kolmandaks ATP resünteesi teeks on **glükolüütiline fosforüleerumine**. Baseerudes organismis leiduval süsivesikute varul, on see ATP taastumise võimalus eelmistega võrreldes ulatuslikum ja võib tagada ATP moodustumist pikemaks ajaks. Glükolüüsi-protsessi kaudu toimub lihaste energeetilise lähteaine taastumine tavaliselt kestvama töö korral. Protsess kaasneb happeliste vaheproduktide — piimhappe ja püroviinamarihappe kogunemisega organismis.

Energeetilises mõttes kõige efektiivsemaks lülis ATP resünteesi protsessis on **oksüdatiivne fosforüleerumine**. Kui näiteks glükoosi molekuli lagunemisel glükolüüsi teel kuni piimhappeni võib taastuda 2–3 ATP molekuli, siis aeroobse oksüdatsiooni arvel CO_2 ja H_2O -ni võib resünteesusda kuni 38 ATP molekuli. Nimetatud protsess saab toimuda ainult aeroobsetes tingimustes, seega mõõduka töö korral, kus organismi hapnikuvajadus on rahuldatud.

Väsimus on põhjustatud tööga kaasnevatest muutustest kesknärvisüsteemis, kuid ka otseselt lihastes. ATP hulga vähenemine närvirakkudes põhjustab nende funktsionaalse aktiivsuse vähenemist, mis sõltuvalt protsessi regionaalsest ulatusest avaldub kas lokaalse (osalise) või üldise väsimusena.

Lihastes on väsimuse iseloomulikuks biokeemiliseks tunnuseks mitmete fermentide, esijoones müosiini adenosiinrifosfataasse aktiivsuse vähenemine. See omakorda pidurdab energia vabastamist ATP makroergilistest sidemetest. Piimhappe kogunemine lihastes ja veres ning glükogeenivarude vähenemine ei ole väsimuse tekkel otsustava tähtsusega.

Ainevahetuse käigus moodustub kudedes pidevalt ühendeid, mis pole organismis enam omandatavad või on isegi toksilised ja seetõttu kuuluvad eemaldamisele. Selliste ühendite, nn. **ainevahetuse lõpp-produktide** kõrvaldamine toimub eritusorganite vahendusel. Põhilisteks, kuid mitte ainukesteks lämmastiku- ja mineraalainevahetuse jääkide eritusorganiteks on neerud. Nende kaudu väljutatakse ainevahetuse lõpp-produktid organismist vesilahuse — uriini kujul.

Uriin, organismi põhiline ekskreet, sisaldab valkude, süsivesikute ja lipiidide ainevahetuse eritusprodukte. Seetõttu võib uriini uurimise andmete põhjal teha järeldusi ainevahetuse käigu, haiguste kulu, kasutatavate ravimite toime jne. kohta. Selliste uurimiste tulemuste hindamisel lähtutakse nii uriini füüsikalise-keemilistest kui ka keemilistest omadustest ja nendes avalduvatest normist kõrvalekaldumistest.

Koduloomade uriin on normaalselt õlgkollase kuni tumepuuni värvusega, mille intensiivsus sõltub uriinis leiduvate pigmentide (urokroomi, urobiliini jt.) hulgast. Seetõttu on rohke uriinierituse korral uriini värvus tavaliselt heledam. Hobusel on uriin fosfaatide ja mutsiini kõrge sisalduse tõttu hägune, teistel koduloomadel läbipaistev. Eritatava uriini hulk sõltub oluliselt kasutatava vee kogusest, looma füüsilisest koormusest, vanusest, tööst jt. tingimustest, kuid on liigi piires siiski küllalt iseloomulik. Nii eritavad veised hobustega võrreldes umbes kaks korda enam uriini. Viimastel omakorda, olenevalt tõulistest erinevustest, võib ööpäevane uriini kogus kõikuda 3 liitri (ratsahobused) ja 10 liitri (raskevehobused) piires. Koduloomade uriini hulka ja tähtsaimaid füüsikalise-keemilisi omadusi iseloomustavad tabelis 20 toodud andmed.

Tabel 20

Uriini füüsikalise-keemilised omadused

Loomaliik	Hulk ööpäevas liitrit	Tihedus kg/m ³	Külmumistäpp —C°	pH
Hobune	3—11	1025—1060	1,7—2,0	7,2—8,7
Veis	6—23	1025—1050	1,2—2,0	7,7—8,7
Lammas	0,5—2,0	1020—1070	—	—
Siga	2—6	1010—1040	1,0—1,5	6,5—7,8
Küülik	0,04—0,1	1010—1040	0,5—1,2	8,0
Koer	0,5—2,0	1015—1060	1,5—3,7	5,0—7,0

Põllumajandusloomade uriini pH sõltub põhiliselt toidu koostisest. Taimtoiduliste loomade uriin on tavaliselt leelise, liha-

toidulistel happelise, kõigesööjatel nii leelise kui ka happelise reaktsiooniga. Uriini happesust põhjustab rohke valgu hulk toidus. Valgu lõhustumisel organismis tekib mitmesuguseid anorgaanilisi ja orgaanilisi happeid. Viimased oksüdeeruvad harilikult CO_2 -ks ja H_2O -ks. Aminohapete lagunemisel moodustuvad väevahape ja fosforhape, mis eritatakse uriinis hapude (NaH_2PO_4 , NH_4HSO_4) sooladena ning muudavad selle happeliseks. Valguvaese taimse toidu kasutamise korral on uriinis ülekaalus neutraalsed ja leelised soolad (Na_2HPO_4 , KHCO_3 , Na_2SO_4 jt.). Uriini seisemisel muutub tema reaktsioon harilikult leelisesemaks. Selle põhjuseks on uriini sattunud mikroorganismide poolt produtseeritava fermendi — **ureaasi** mõjul toimuv kusiaine lagunemine, kusjuures moodustub aluseline ammooniumkarbonaat.

Uriini anorgaanilised koostisosad. Põllumajandusloomade uriin sisaldab naatriumi, kaaliumi, kaltsiumi, magneesiumi ja ammooniumi soolasid, tavaliselt kloriidide, karbonaatide, fosfaatide ja sulfaatidena. Kaaliumi soolasid (KH_2PO_4 ja K_2HPO_4) on rohkesti lihatoiduliste uriinis. Naatriumi ühenditest leidub uriinis NaCl , NaHCO_3 , NaH_2PO_4 , Na_2HPO_4 . Kaltsiumi eritub uriiniga suhteliselt vähe, põhiliselt $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$, $\text{Ca}_3(\text{PO}_2)_2$, CaCO_3 , CaHPO_4 ja CaSO_4 kujul. Magneesium moodustab fosfaate, triipelfosfaate ($\text{MgNH}_4\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$). Kvantitatiivses mõttes on uriiniga eritatavate mineraalsoolade hulgas esikohal kloriidid, kusjuures nende kogus suurtes piirides varieerub. Nii võib hobuse ööpäevases uriinis eritada 2—25 g kloriide.

Uriini orgaanilised koostisosad moodustavad arvuka spetsiifiliste ühendite rühma. Iseloomulikuks ja seejuures põhiliseks lämmastikuainevahetuse lõpp-produktiks uriinis on **kusiaine**. Tema hulk ööpäevases uriinis on hobusel 70—150 g ja veisel 60—100 g. Kusiainena eritatakse 80—90% kogu uriini lämmastiku hulgast. Selle kogus uriinis sõltub valgu hulgast toidus, ainevahetuse intensiivsusest, looma füüsilisest koormusest jt. tingimustest.

Ammoniaagisisaldus uriinis on tavaliselt vastuproportsionaalne kusiaine hulgaga. Eritatav ammoniaak seotakse ammooniumi soolade koostises — sulfaatides, oksalaatides, kloriidides jne. Kogu uriini lämmastikust langeb ammoniaagi arvele umbes 0,5%.

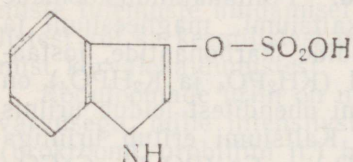
Allantoiin ja kusihape on puriiniainevahetuse põhilisteks lõpp-produktideks uriinis. Ulejäänud puriini ja purimidiini derivaatide protsentuaalne osatähtsus on väiksem. Hobusel eritub kogu puriinilämmastikust kusihaapena umbes 12%, allantoiinina 87,5% ja muude puriini ühenditena 0,5%. Veisel on vastavad arvud 7,3, 92,1 ja 0,7. Primaatidel on ülekaalukaks puriiniainevahetuse lõpp-produktiks uriinis kusihape.

Kreatiniin ja kreatiin. Kreatiniin on lihaste ainevahetuse jääkprodukt. Selle sisaldus uriinis on tavaliselt hobusel 0,0035%, veisel 0,009%, seal 0,01% jne. Kreatiniini kõrval leidub terve looma uriinis vähesel määral kreatiini.

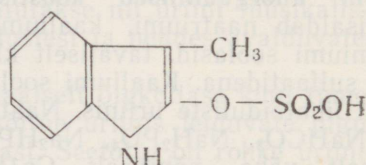
Hipuurhapat ($C_6H_5CO-NH-CH_2COOH$) leidub rohkesti taimtoiduliste loomade uriinis. Hobune eritab uriiniga ööpäevas 160 g, veis 150 g, koer 0,05—2,0 g bensoehappe mürgitustamisel moodustunud hipuurhapat.

Peale loetletute sisaldab uriin oksaalhappe soolaid, esijoones kaltsiumoksalaadina ($C_2O_4Ca \cdot 3H_2O$), ja glükuroonhappe estreid mitmesuguste organismile toksiliste ainevahetuse jääkidega (fenool, indool, skatool jt.).

Mõningal hulgal leidub uriinis orgaanilisi happeid (merevaik-, äädik-, propioon-, võihape jt.) ja spetsiifilisi väävelhappe estreid. Viimastest on iseloomulikud fenüülväävelhape, kresoolväävelhape, indoksüülväävelhape jt.



indoksüülväävelhape
(indikaan)



skatoksüülväävelhape

Väävliit sisaldavate estriliste ühendite kõrval sisaldab uriin nn. neutraalseid väävliit **tsüstiini**, **tauriini** ja nende laguproduktide näol. Aminohapetest, mille üldhulk uriinis on väike (0,25% uriini lämmastikust), on täheldatud leutsiini, glükokolli, türosiini jt. ning viimaste ainevahetusprodukte fenüülpropioonhapat, fenüül-äädikhapat ja homogentsiinhapat.

Uriini pigmendid — urokromogeen, urokroom, urobilinogeen ja urobiliin — annavad uriinile iseloomuliku värvuse. Uriini värvained moodustuvad sapi värvainetest ja on keemilise koostise poolest neile lähedased.

Vitamiinidest ja teistest bioaktiivsetest ainetest leidub uriinis C-, B₁-, B₂-, B₆-, B₁₂-vitamiini jt., suguhormoone, nende derivaate ja mõningaid fermente.

Rakulistest elementidest võib uriinis leiduda erütrotsüüte, leukotsüüte, epiteelirakke, baktereid jt.

Patoloogilised koostisosad. Looma haigestumine kajastub harilikult ka uriini koostises. Sel korral suureneb või väheneb mõne koostisosa kvantitatiivne osatähtsus, kuid uriini võib ilmuda ka aine, mida seal tavaliselt ei leidu. Niisugusteks patoloogilisteks uriini koostisosadeks on **valk**, **veri**, **verevärvaine**, **suhkur**, **ketoained** jt. Looma tervisliku seisundi hindamisel ja diagnoosi täpsustamisel annab uriini uurimine väärtuslikke andmeid.

PIIMA KEEMIA

Piim on imetajate piimanäärmes moodustuv, vastsündinud järglasele esimeseks ja ainukeseks toiduks olev **sekreet**. Ta sisaldab kõiki noore organismi kasvuks ja arenemiseks vajalikke toitaineid optimaalsetes omavahelistes vahekordades ning kergesti omastataval kujul. Piim on väärtuslik toiduaine igas vanuses inimesele. Temast valmistatakse rohkesti mitmesuguseid saadusi: kohupiima, kefiiri, koort, võid, juustu jne.

Eri loomaliikide piim sisaldab identseid koostisosi, erineb ainult nende kontsentratsioon. Võrreldes mitmete loomaliikide piima koostist, võib konstateerida, et see vastab loomaliigi noorte järglaste kasvu ja arenemise nõuetele. Tabelis 21 toodud andmed iseloomustavad seost emapiima valgu- ja mineraalainete-sisalduse ning järglase kasvukiiruse vahel.

Piim on läbipaistmatu, valgu- ja rasvaisalduse tõttu valge, iseloomuliku maitse ja lõhnaga vedelik. Piima maitse ja lõhn erinevad loomaliigiti ning on mõningal määral sõltuvad toidu koostisest. Hapete lisamisel, samuti kümosiini toimel koaguleerub piimavalk (kaseinogeen), mille eemaldamisel saadakse rohekaskollane piimaseerum.

Tabel 21

Piima koostis ja järglaste kasvukiirus

Loomaliik	Aeg päevades, mille jooksul kahekordistub järglase sünnikaal	Sisaldus piimas %			
		valk	tuhk	Ca	P
Hobune	60	2,0	0,4	0,12	0,06
Veis	47	3,4	0,7	0,09	0,09
Kits	22	3,7	0,8	0,14	0,18
Lammas	15	4,9	0,8	0,18	0,11
Siga	14	5,2	0,8	0,18	0,14
Koer	9	7,4	1,3	0,32	0,22
Küülik	6	14,4	2,5	0,65	0,43

Lehmapiim (nagu teistegi loomade piim) on komplitseeritud struktuuriga kolloidsüsteem, mis sisaldab mitmesugusel dispersiooniastmel (ioondisperssetest kuni jämedispersseteni) koostisosi. Täispiima tihedus on 1,028—1,034 (SI süsteemis 1028—1034 kg/m³), aktiivne reaktsioon pH 6,5—7,0, Δ —0,51—0,59° C ja viskoossus veega võrreldes 2,0—2,5. Keskmist keemilist koostist iseloomustavad järgmised andmed (%-des):

Vesi	87,3	Rasv	3,6
Kuivaine	12,7	Piimasuhkur	5,0
Valk	3,4	Mineraalained	0,7

Esimestel päevadel pärast poegimist produtseerib piimanääre kõrge valgu- ja mineraalainete-sisaldusega **ternespiima** ehk **kolost-
rumit**. Selle koostis muutub kiiresti ja normaliseerub umbes 6—8 päeva jooksul. Kolostrum sisaldab esimestel päevadel keskmiselt 15% valku (maksimaalselt 21,5%), kusjuures ülekaalus on albumiinid ja globuliinid (umbes 8%). Vähesel määral normaalset rohkem sisaldab kolostraalpiim rasva (6%) ja mineraalaineid (1%) ning vähem piimasuhkrut (4%). Ternespiima iseloomustavad kõrge happesus (40—50 T°), suurem tihedus (1,040, SI süsteemis 1040 kg/m³), soolakas maitse ja omadus kõrgel temperatuuril koaguleeruda. Rohkesti leidub kolostrumis antikehi, mille kaudu antakse järglastele edasi immuunsus nakkushaiguste vastu.

Piimavalgud. Valkudest leidub piimas kaseinogeene, albumiine, globuliine ja lipoproteiide. Arvestades piimavalkude spetsiifilisi omadusi, kasutatakse nende iseloomustamisel eri nimetusi.

Tähtsaim piimavalk **kaseinogeen** on fosforproteiid, milles fosforhape seostub valguga estriliselt üle seriini OH-rühma. Kaseinogeen pole ühtne valk, vaid koosneb mitmest fraktsioonist, millest olulisemad on α - ja β -kaseinogeen. Fraktsioonidevahelised erinevused tulenevad erinevast fosforisisaldusest kaseinogeeni molekulis ja liikuvusest elektroforeesil. Piimas esineb kaseinogeen lahustuva kaltsiumi-fosfaadi-kaseinaadi kompleksina, mis sadestub kergesti hapete ja kümosiini toimel, muutudes lahustumatuks kaseiiniks. Kaseinogeenid on kõrge bioloogilise väärtusega, neis leidub kõiki kasvavale organismile vajalikke aminohappeid. Kaseinogeeni, mille molekulmass kõigub suurtes piirides (32 000—375 000), leidub piimas 2,7%.

Albumiinidest leidub piimas α - ja β -laktalbumiine ning seerumialbumiini. α -laktalbumiini molekulmass on 15 100—17 400. Piimas esinev seerumialbumiin sarnaneb vereseerumi albumiiniga ja on tõenäoliselt viimasega identne. β -laktalbumiin kuulub globuliini tüüpi valkude hulka. Ta koaguleerub 80° juures ja molekulmass on umbes 42 000.

Globuliinidest on tuntuimad β -laktoglobuliin ja selle kõrval seerumiglobuliinidega sarnanevad proteiidi tüüpi immuunglobuliinid.

Lipoproteiidid kuuluvad põhiliselt rasvakuulikesi ümbritseva membraani koostisse.

Piimaseerumi valkudest moodustab β -laktoglobuliin 59,2%, α -laktalbumiin 28,3%, seerumialbumiin 6,7% ja immuunglobuliinid 5,8%.

Lipiididest leidub piimas põhiliselt rasva, mis esineb 1—5 μ m läbimõõduga rasvakuulikestena. Rasvhapetest on piimarasvas ülekaalus oleiin- ja palmitiinhape. Võrreldes teiste loomsete rasvadega, kuulub piimarasva koostisse rohkesti (10%) madala molekulmassiga (C₄—C₁₀) rasvhappeid. Neutraalsete rasvade

kõrval leidub piimas steriine, letsitiine, kefaliine ja rasvas lahustuvaid vitamiine.

Süsivesikute rühma tähtsaim esindaja piimas on **laktoos**, vähe- sel hulgal leidub ka glükoosi.

Piimas leiduvatest orgaanilistest hapetest on olulisem sidrun- hape, mis, moodustades soolaid (kaaliumi, kaltsiumi, magnee- siumiga), võtab osa piima kolloidse struktuuri stabiliseerimisest.

Vitamiinidest leidub piimas A-, D-, E-, K-, B₁-, B₂-, B₆-, B₁₂- ja C-vitamiini, kuid ka teisi B-rühma komponente. Normaalse piima koostisse kuulub ka mõningaid fermente (dehüdrogenaasid, katalaas, peroksüdaas, amülaas jt.) ja pigmente (karotiinid, lak- toflaviinid).

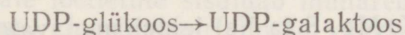
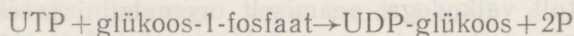
Piima **mineraalainete** koostis on mitmekesine. Põhiline osa piima mineraalühenditest langeb kaaliumi (25%), kaltsiumi (20%) ja naatriumi (5%) soolade arvele. Suhteliselt vähe leidub piimas rauda ja vaske, mistõttu noorloomi ainult piimaga toites kaetakse nende elementide tarve puudulikult.

Piima süntees toimub piimanäärme organismis, moodustuva- test piima koostisosade ehituskomponentidest. Siin toimuvate sünteetiliste protsesside intensiivsusest annab tunnistust fakt, et kõrgetoodanguline piimalehm toodab laktatsiooniperioodi jooksul üle 800 kg kuivainet, koguse, mis märgatavalt ületab looma keha- kaalu. Piima moodustamisest võtab piimanäärme kõrval osa kogu organism, eriti maks, kus tekivad piima koostisosade lähteained.

Piimavalkudest kanduvad ainult γ -globuliinid ja seerumialbu- miinid otseselt verest üle piima. Kaseinogeenid ja laktoglobuliin ehitatakse üles veres tsirkuleerivatest aminohapetest. Ka juhul, kui piima sünteesiks kasutatakse kehavalku, lõhustatakse see eel- nevalt aminohapeteks. Piimavalgu moodustumine toimub analoo- gilistel alustel kehavalkude sünteesiga: aktiveeritud aminohap- ped \rightarrow aminoatsüül-ribonukleiinhappe kompleksid \rightarrow polüpepti- did \rightarrow valgud. Protsess lokaliseerub piimanäärme rakkude mikro- soomides ja mitokondrites.

Piimarasva lähteaineteks, nagu nähtub katsetest markeeritud atsetaadiga, osutuvad mitte niivõrd vereplasma lipiidid, kui põhi- liselt atsetaadid. Viimastest sünteesitakse peamiselt lühema ahe- laga (kuni C₁₆) rasvhappeid. Pikema ahelaga (C₁₈) rasvhapped tekivad tõenäoliselt vere triglütseriididest. Glütseriini moodusta- mise eelvormidena rakendatakse atsetaatide kõrval ka glükoosi ja propionaate.

Laktoos, spetsiifiline piima koostisosa, mida mujal organismis ei leita, sünteesitakse piimanäärmes. Süntees on mitmeetapiline, see algab glükoosi transformeerimisega galaktoosiks. Nimetatud protsessist võtab katalüsaatorina osa uridiintrifosfaat (UTP):



UDP-galaktoos + glükoos-1-fosfaat → laktoos-1-fosfaat + UDP
laktoos-1-fosfaat → laktoos + anorgaaniline fosfaat

UDP + ATP → UTP + ADP

Umbes 80% laktoosi moodustub vere glükoosi arvel, ülejäänud 20% sünteesitakse atsetaatidest ja propionaatidest.

MUNA KEEMIA

Munaks nimetatakse toite- (munavalge) ja kaitse- (kahekordne kiudkest, lubikoor) vahenditega varustatud linnu munarakku (rebu). Inimtoiduna laialdaselt kasutatav kanamuna sisaldab väärtuslikke toitaineid: valke, lipiide, mineraalaineid ja vitamiine. Kõiki kanamuna toiduks kasutatavaid komponente iseloomustab kõrge toiteväärtuse kõrval ka hea omastatavus.

Muna koosneb mineraalaineterikkast, poorse ehitusega koorest, munavalgest ja rebust. Kanamuna kaal varieerub sõltuvalt kana tõust ja vanusest, aastaegadest jt. tingimustest 38—65 g piirides, olles keskmiselt 55 g. Muna massist moodustab koor umbes 10,8%, munavalge 57,7% ja rebu 31,5%.

Muna toiduks kasutatav osa sisaldab keskmiselt 72,5% vett, 13,3% N-aineid, 11,6% lipiide ja 1,1% tuhka. Muna kuivaine jaotub ehitusosade järgi ebaühtlaselt: koores koos kestadega on 31,7%, rebus 48,2% ja munavalges 20,1%. Orgaanilistest ainetest paikneb rebus 69,1%, munavalges 27,9% ja koores 2,2%.

Munavalge on kollaka värvusega, iseloomuliku sisestruktuuriga, viskoosne, põhiliselt veest ja valkudest moodustunud kolloidsüsteem. Ta sisaldab keskmiselt 86,6% vett, 11,6% valku, 0,2% lipiide, 0,8% süsivesikuid ja 0,8% tuhka.

Munavalge olulisem koostisosa — valk — koosneb viiest fraktsioonist: ovoalbumiinist (75%), ovomukoidist (13%), ovomutsiinist (7%), ovokonalbumiinist (3%) ja ovoglobuliinist (2%). Osa loetletutest (ovoalbumiin, ovokonalbumiin ja ovoglobuliin) kuulub lihtvalkude, ülejäänud liitvalkude hulka. Valgusisaldus varieerub munavalge eri kihtides märgatavalt. Väline vedel kiht on rikas ovoalbumiini poolest, seesmises vedelas kihis leidub rohkesti ovoglobuliine, tihedat kihti iseloomustab rohke ovomutsiinisaldus.

Munavalge valkudest on detailsemat iseloomustamist leidnud ovoalbumiin ja ovomukoid. Esimeses leidub rohkesti glutamiinhapet, leutsiini, arginiini, valiini, lüsiini ja metioniini. Ovomukoidi aminohappelist koostist iseloomustab kõrge arginiini- ja tsüstiinisaldus.

Süsivesikud esinevad munavalges nii vabalt (keskmiselt 0,41%) kui ka seotult valkudega, peamiselt ovomutsiini ja ovomukoidiga.

Mineraalaineid (Ca, P, Na, K, Mg, S ja Fe) leidub munavalges

vähesel hulgal. Peale loetletud koostisosade sisaldab munavalge fermente (proteinaase, amülaasi, oksüdaase jt.) ning bakteritsiidset toimeainet lüsotsüümi.

Munarebu on kahvatu- kuni oranžkollase värvusega. Ta moodustub kontsentrilistest erineva keemilise koostisega heledamatest ja tumedamatest kihtidest ning on munavalgest eraldatud kiudse kestaga.

Munarebus leidub keskmiselt 49% vett, 16,7% valku, 31,6% lipiide, 1,2% N-ta ekstraktiivaineid ja 1,5% tuhka.

Munarebu **valk** koosneb kahest fraktsioonist: ovovitelliinist (78,4%) ja ovolivetiinist (21,6%). Esimene, olles ühtlasi bioloogiliselt kõrgeima väärtusega munavalk, sisaldab rohkesti glutamiinhapet, leutsiini, arginiini, lüsiini ja treoniini, teist iseloomustab rohkem leutsiini- ja valiinisisaldus. Ovovitelliin on fosforproteiid, mille koostisse kuulub umbes kolmandik kogu munarebus leiduvast fosforist; ovolivetiini koondub peaaegu kolmandik rebus sisalduvast väävlit.

Rohkesti leidub munarebus **lipiide**, millest ligikaudu kolmandiku moodustavad **lipoidid**. Munarebu lipiidset koostist iseloomustavad tabelis 22 toodud andmed.

Tabel 22

Munarebu lipiidne koostis

Lipiidid	Hulk	
	g muna kohta	%-des
Neutraalsed rasvad	3,8	62,3
Fosfatiidid	2,0	32,8
Steriinid	0,3	4,9
Tserebrosiidid	jäljed	—

Rasv paikneb munarebus mikroskoopiliselt nähtava peene emulsioonina. Neutraalse rasva sulamistäpp on 32—39°, joodiarv 64—82 ja tihedus 0,9144 (SI süsteemis 914,4 kg/m³). Fosfatiididest on kvantitatiivselt esikohal letsitiinid (1,6 g muna kohta), vähem leidub kefaliini ja sfingomüeliini. Osa munarebu fosfatiididest on seotud lipoproteiidikompleksides, põhiliselt ovovitelliiniga.

Süsivesikud (glükoos, galaktoos, mannoos), mille üldhulk munarebus on 239—277 mg%, esinevad enamikus seotult valkudega ja lipiididega, osaliselt (peamiselt glükoosina) ka vabalt.

Suurem hulk munarebus leiduvast fosforist on seotud fosfatiididega; peaaegu kogu raud kuulub ovovitelliini koostisse. Peale loetletute sisaldab munarebu kaltsiumi, magneesiumi, kaaliumi, kloori, naatriumi ja väävlit.

LÜHENDITE SELETUS

Aminohapped

Triviaalnimetus	Lühendatud nimetus	Lühendatud rahvusvaheline nimetus	Süstemaatiline nimetus
alaniin	Ala	Ala	2-aminopropaanhape
arginiin	Arg	Arg	2-amino-5-guanidüül-pentaanhape
asparagiinhape	Asp	Asp	aminobutaandihape
asparagiin	Asn	Asn	4-karboksü-3-aminobutaanamiid
tsüsteiin	Tsü	Cys	2-amino-3-merkaptopropaanhape
tsüstiin	Tsü. S.	Cys.S—S.Cys	3,3'-ditiobis (2-aminopropaanhape)
glutamiinhape	Glu	Glu	2-aminopentaandihape
glutamiin	Gln	Gln	2,5-diamino-5-oksopentaanhape
glükokoll, glütsiin	Glü	Gly	aminoetaanhape
histidiin	His	His	4-imidasolüül-2-aminopropaanhape
isoleutsiin	Ile	Ile	2-amino-3-metüül-pentaanhape
leutsiin	Leu	Leu	2-amino-4-metüül-pentaanhape
lüsiin	Lüs	Lys	2,6-diaminoheksaanhape
metioniin	Met	Met	2-amino-4-metüül-tiobutaanhape
fenüülalaniin	Fer	Phe	3-fenüül-2-aminopropaanhape
ornitiin	Orn	Orn	2,5-diaminopentaanhape
proliin	Pro	Pro	2-pürrolidiinkarboksüülhape
seriin	Ser	Ser	2-amino-3-hüdroksüpropaanhape
treoniin	Tre	Thr	2-amino-3-hüdroksübutaanhape
trüptofaan	Trp	Trp	2-amino-1-(3-indolüül)propaanhape
türosiin	Tür	Tyr	3-(4-hüdroksüfenüül)-2-aminopropaanhape
valiin	Val	Val	2-amino-3-metüülbutaanhape

Nukleiinained

Triviaalnimetus	Lühenda- datud nimetus	Lühenda- tud rah- vusvahe- line nimetus
adeniin	A	A
tsütosiin	C	C
guaniin	G	G
hüpoksantiin	H	H
tümiin	T	T
uratsiil	U	U
adenosiinmonofosfaat	AMP	AMP
adenosiindifosfaat	ADP	ADP
adenosiintrifosfaat	ATP	ATP
flaviinadeniindinukleotiid	FAD	FAD
flaviinadeniindinukleotiid, redutseerunud	FADH ₂	FADH ₂
flaviinmononukleotiid	FMN	FMN
nikotiinamiidadeniindinukleotiid	NAD	NAD
nikotiinamiidadeniindinukleotiid, redutseerunud	NADH	NADH
nikotiinamiidadeniindinukleotiidfosfaat	NADP	NADP
nikotiinamiidadeniindinukleotiidfosfaat, redutseerunud	NADPH	NADPH
informatsiooni ribonukleiinhape, (messenger — käskjalg, sõnumitooja)	i-RNH	m-RNA
ribosomaalne ribonukleiinhape	r-RNH	r-RNA
transpordi ribonukleiinhape (<i>soluble</i> — lahustuv)	t-RNH	s-RNA
Hormoonid		
adrenokortikotroopne hormoon; adrenokortikotropiin	AKTH	ACTH
folliikuleid stimuleeriv hormoon; tülakentriin	FSH	
glükagoon; hüperglükeemilis-glükogenolüütiline faktor	HGF	
luteiniseeriv hormoon; interstitsiaalrakke stimuleeriv hormoon, metakentriin	LH	
luteotropne hormoon; mammotropiin; prolaktiin	LTH	
somatotropne hormoon; somatotropiin	STH	
tüerotroopne hormoon; tüerotropiin	TTH	
Peptiidid		
glutatioon	GSH	GSH
oksüdeerunud glutatioon	GSSG	GSSG
Koensüümid ja aktiivsed rühmad		
koensüüm A	KoASH	CoASH
tetrahüdfoolhape	FH ₄	FH ₄
Mitmesugust		
hemoglobiin	Hb	Hb
oksühemoglobiin	HbO ₂	HbO ₂
kreatiin	Kr	Kr
kreatiinifosfaat, fosfageen	KrP	KrP
tiamiinpürofosfaat, difosfotiamiin	DPT	DPT

AINEREGISTER

A

- Abderhalden, E. 45, 47
 absorptsioonikoefitsient 232
 absorptsioonispekter 231
 adeniin 52, 208
 adenosiin 54
 adenosiintrifosfaat 55, 149, 238
 adenüülhape 54, 55, 153, 155
 adermiin 78, 97
 adrenaliin 112, 125, 126, 195
 adrenokortikotroopne hormoon 118, 185
 adsorptsioonimeetod 63
 agar-agar 22
 agoon 67
 ainevahetus 132
 akseroofool 78, 79
 aktiin 241, 242
 F-aktiin 241
 G-aktiin 241
 aktiini-müosiini kompleks 241
 aktiivsed tsentrumid 67, 68
 aktiveerimisenergia 73
 aktomüosiin 58, 241, 242, 248
 aktseleeraatorglobuliin 234, 235
 aktseptor 196
 alaniin 41, 194, 243
 alanüülglütsiin 46
 albumiinid 51
 aldehüüdoksüdaas 75
 aldolaas 164
 aldosaadid 21
 aldosteroon 124
 alkalireserv 221
 alkaloos 222
 allantoiin 209, 226, 251
 allosteerilised fermendid 70
 alveolaarpind 232
 alveolaarrõhk 232
 amiinimine 196, 199
 aminoatsüüladenülaad 188
 p-aminobensoehape 105
 4-aminobutaanhape 40
 aminohapped 30, 41, 211, 212
 aminopolüpeptidaas 139
 aminosahhariidid 24
 aminosuhkrud 22
 aminotransferaas 197, 199
 aminovõihapped 127
 ammoniaak 201, 202
 amülaas 63, 65, 138, 139, 237
 α-amülaas 75
 amüloos 26
 amülopektiin 26, 27
 androgeenid 112, 120
 androsteroon 121
 aneemiavastane vitamiin 78, 101
 aneuriin 78, 92
 anseriin 196, 243
 antibioos 128
 antibiootikumid 128
 antifermentid 67
 antiinhibiitor 235
 antikoagulant 235
 antraniilhape 194
 apoferment 67
 arahhidoonhape 30
 arahhiinhape 30
 arginaas 61, 65, 202, 203
 arginiin 42, 43
 Arnon, D. 160, 161
 arüülesteras 75
 asendamatud aminohapped 145, 211
 askorbigeen 76
 askorbiinhape 78, 107
 asparagiin 42, 197
 asparagiinhape 42, 44, 51, 196
 assimilatsioon 134
 atsetaalfoosfatiidid 32
 atsetaat 145
 atsetoneemia 175
 atsetoon 183
 atsetüülglutamiinhape 204
 atsetüül-KoA 177, 178
 atsetüülkoliin 33, 94, 113, 127, 239
 atsetüül-KoA-karboksülaas 75
 atsetüülkoliinesteras 237
 atsidoo 216, 222
 atsüülkoliinid 127
 aureomütsiin 130

autolüüs 192
autotroofsed organismid 160
avitamiinos 77
A-vitamiin 78, 79

B

Bach, A. N. 61, 152
Banting, F. 116
beehenhape 30
bensüülpenitsilliin 129
beribeeri 76, 92
Bernard, C. 111, 175
Berzelius, Y. J. 61
Berthold, A. 111
Best, C. 116
bilifustiin 140
bilihumiin 140
biliprasiin 140
bilirubiin 140, 141, 231
bilitsüaniin 140
biliverdiin 140, 226, 231
biogeensed elemendid 15
biokeemilised kompleksühendid 58
bioloogiline oksüdatsioon 150
bioloogilised puhversüsteemid 217, 221
biomütsiin 131
biotiin 78
biureedireaktsioon 46
black tongue 100
Braunstein, A. 197
Brown-Sequard, Ch. 111
butüraat 145
butürüülkoliin 113, 127
B-rühma vitamiinid 78, 91
B₁-vitamiin 78, 92
B₂-vitamiin 78, 95
B₆-vitamiin 78, 97
B₁₂-vitamiin 78, 101
B₁₅-vitamiin 78, 103

C

Calvin, M. 159
Castle'i faktor 101
Crick, F. H. 56
C-vitamiin 78, 107, 185

D

Danilevski, A. J. 45, 61, 63
Darwin, Ch. 157
dehüdroergosteriin 86
dehüdrogeenimine 152
dehüdrogenaas 152
7-dehüdrokolesteriin 85, 86
11-dehüdroprogesteron 123

dehüdrosiitosteriin 86
dekarboksüülimine 94, 196, 199, 200
deltaproteiin 242
depoorasv 29, 176
desamiinumine 197, 198, 199
desoksükortikosteron 185
desoksüribonukleiinhapped 53, 56, 208
D-desoksüriboos 22, 53
diabeet 116, 183
diaminooksüdaas 144
diastaas 139
dietüülstilböstrool 122
1,3-difosfoglutseriinhape 21, 164
dihüdroksüatsetoonfosfaat 21, 164
3,5-dijoodtürosiin 113, 114, 196
dikumariin 235
dipeptidaas 139, 140
dipeptiid 46
disahhariidid 25
dissimilatsioon 134
donaator 151
duodenaalnõre 140
D-vitamiinide rühm 78, 84
D-vitamiin 84
D₂-vitamiin 84, 117
D₃-vitamiin 84, 117
dünaamiline biokeemia 12

E

eessagara hormoonid 112, 118
Eijkmann, Ch. 76
ekskreet 250
ekspireeritav õhk 232
ekstraktiivainid 237, 240, 242
elastaas 138, 139
elastiin 52, 237
elektronide aktseptor 151
elektronide donaator 151
emassuguhormoonid 112, 121
endogeenne vesi 213
endokrinoloogia 111
energeetiline barjäär 73, 151
Engelhardt, V. A. 155, 172, 247
Engels, Fr. 36, 132
enolaas 165
Enzyme Comission 74
ensümoloogia 61
enterokinaas 62, 66, 139, 140
epifüüsi hormoonid 112
L-epikatehhiin 109
Epstein, S. 202
ergosteriin 35, 36, 85
eriodiktiin 109
erütrotsüüdid (E) 220, 227, 233
erütrotsüütide strooma 227
esteraas 64
E-vitamiinide rühm 78, 87

F

fenüülalaniin 40, 43, 51, 195
 fenüülglükuroonhape 23
 fenüülpropioonhape 252
 fenüülvävelhape 252
 fenüüläädikhape 252
 fermentid 60
 fermentide
 — aktivaatorid ja paralüsaatorid 66
 — isoleerimine 62
 — keemiline ehitus 67
 — nomenklatuur ja klassifikatsioon 73
 — spetsiifilisus 64
 — soolutamine 63
 — toimemehhanism 71
 — toime pöördvus 63
 ferroom 67
 ferritiin 231
 fibriin 234, 235
 fibrillaarsed valgud 49
 fibrinogeen 234, 235
 fibriin 49, 52
 Fischer, E. 45, 46, 61
 Fischer, H. 157, 228
 flaviinfermendid 153, 154
 flavoonid 109
 Fleming, A. 128
 fluor 17, 215
 fluorkortisoonatsetaat 125
 foolhape 78, 103
 fosfaatpuhver 217, 221
 fosfaagen 242
 fosfataasid 140, 207, 208
 fosfatiidhape 179
 fosfatiidid 29, 32, 176
 fosfofaas e. fosfofruktokinaas 163
 fosfor 15, 215
 fosfopüridoksaal 197, 200
 6-fosfoglükoonhape 172
 2-fosfoglütseriinhape 165
 3-fosfoglütseriinhape 165
 fosfoproteiidid 52, 57
 fosfopüroviinamarihape 165
 fosforiboos 54
 fosforüleerumine 146
 fosforülüs 162
 fotosüntees 19, 157
 fotosünteesiline fosforüleerumine 160
 fruktoos 22
 fruktoos-1,6-difosfaat 24, 163, 164
 fruktoos-6-fosfaat 24, 163
 fumaarhape 171
 Funk, K. 76, 92
 funktsionaalne biokeemia 13
 füllokinoon 78, 90
 fütontsiidid 129

G

galaktoos 22, 23, 57
 D-galaktoosamiin 24, 57
 gastriin 113, 127
 geen 61
 geenetiline informatsioon 189, 191
 — kood 190
 gestageenid 112, 120, 123
 gliadiin 52
 globiin 51
 globulaarsed valgud 49
 globuliinid 51
 x-globuliin 241
 glossiit 100
 glutatioon 186, 193, 194, 214
 glutamiinhape 40, 42, 51, 104, 193, 196
 glutamiin 42, 197, 199, 202, 207
 gluteliinid 51, 52
 glükagoon 112, 115, 116, 176
 glükogeen 19, 20, 27, 174, 243, 245
 glükogenees 174
 glükogenolüs e. fosforülüs 162
 glükokinaas 116
 glükokoll 40, 41, 192, 194
 glükokoolhape 140, 141, 192
 glükokortikosteroidid 112, 124, 176
 glükolüs 162, 164, 168
 glükolüütiline fosforüleerumine 249
 glükoneogenees 174, 186
 glükoonhape 24
 D-glükoos 22, 23, 57
 glükooosamiinid 174
 D-glükooosamiin 24, 57
 glükooos-1-fosfaat 24, 162, 163, 174
 glükooos-6-fosfaat 24, 162, 163, 167
 glükoproteiidid 52, 57, 225
 glükoproteiidkompleksid 59
 glükosuuria 175
 D-glükuroonhape 23, 174
 glükuroonpaarishapped 24, 143
 glütseriin 177, 179, 184
 glütseriinaldehüüd-fosfaat 21, 164, 173
 glütseriinaldehüüd-3-fosfaat 21, 164, 208
 glütseriin-fosfaat 180
 gonadotropiinid 112, 118
 guanidiinäädikhape 242
 guaniin 53, 209
 G-vitamiin 78

H

happeline valk 242
 Harden, A. 68
 heem 228, 231
 heksokinaas 75, 167
 heksosid 22
 heksosaanjd 26

hematiin 229
hemiin 229
hemitselluloosid 28
hemofiiliavastane globuliin 235
hemoglobiin 38, 58, 227, 229, 230
hemoglobiinsüsteem 221
hemokromogeen 229
hemokuprein 225
hemolüüs 227
hemopoetiin 138
hemorraagiline diatees 91
hemotsüaniin 58
Henseleit, K. 202
hepariin 24, 113, 127, 235
hesperidiin 109
heterogeenne katalüüs 73
heteropolüsahhariidid 26, 28
heterotroofsed organismid 160
hipuurhape 192, 252
hirudiin 113, 127, 235
histamiin 113, 126, 239
histaminaas 143
histidiin 40, 43, 46, 196
histidiindekarboksülaas 126
histoonid 51, 52
holoferment 68
homogentsiinhape 252
homopolüsahhariidid 26
homotsüstein 193
hormonoidid 112, 125
hüaluronidaas 28, 110
hüaluroonhape 24, 28
hüdratatsioonivesi 213
hüdrokortisoon 125
11-hüdroksüandrostendioon 124
hüdroksüantraniilhape 195
5-hüdroksümetüültsütiin 53
hüdroksünervoonhape 30
hüdrolaasid 74
hüdrostaatiline rõhk 213
hüpertensiin 113
hüpovitamiinos 77
hüpoglükeemia 116, 175, 176
hüpoglükeemiline šokk 175
hüpoksantiin 209
hüpovitamiinos 77
H-vitamiin 78

I

ihtüliin 57
ikterus e. kollatõbi 231
imendumine 146
iminorühm 40
immobilne vesi 213
immuunglobuliin 254
indoksüülväävelhape (indikaan) 252
indolüüläädikhape 143, 144

indool 24, 143, 144
informatsiooni-RNA 56, 188, 191
inhibiitor 66, 214
inkrustained 144
inosiinhape 207, 249
inosiit 78, 106
inosiitfosfaatiidid 32, 34
inspireeritav õhk 232
insuliin 47, 111, 112, 115, 118, 128, 176, 185
insulinaas 116
integreeriv süsteem 219
intermediaarne ainevahetus 148
intermediin 112, 120
invertaas 138, 140
isassuguhormoonid 112
isoalloksasiin 153
isofermendid 69
isoleutsiin 40, 41
isomeraasid 74, 164
isopreen 81
isopropüüladrenaliin 112, 125, 126
Ivanov, L. A. 162

J

Jefremov, V. V. 97
jodeeritud kaseiin 128
β-jonoonring 81
jood 17, 215
joodiarv 30, 31
jääklämmastik 225, 226
jääkvalk 242

K

kadaveriin 200
kahekomponendilised fermentid 68
kaltsiferool 78, 84
kaltsium 17, 215, 234, 235
kapriinhape 30
kaproonhape 30
kaprüülhape 30
karbamiid e. kusiaine 203, 205, 206
karbamiinhemoglobiin 234
karbamüülparagiinhape 207
karbamüülfosfaat 204, 207
karboanhüdraas 233
karboksühemoglobiin 230
karboksülaasid 200
karboksüpolüpeptidaas 138, 139
karnitiin 243
karnosiin 82, 83, 131
karotiinid 36
karotinooidid 82
Karrer, P. 82
kaseiin 137

kaseinogeen 57, 137, 253, 254
kasvuhormoon 118
katalaas 58, 63, 65, 66, 237
katalüütiline aktiivsus 63
katepsiin 62, 66, 137
kefaliinid 32, 33
Keilin, D. 152
kemosüntees 160
Kendrew, I. C. 49
keratiinid 50, 52, 137
ketoained (ketoonkehad) 183
3-keto-6-fosfoglükoonhape 172
 α -ketoglutaarhape 198, 199
 α -keto hape 197, 199
ketoneemia 183
ketonuuria 183
ketoosid 21, 183
ketoplastilised aminohapped 195
kinaasid 66
Kirchoff, K. 60
klorofüll 30, 57, 157, 160
Knoop, F. 181
koagulatsioonivitamin 89
kobalamiin 101
kodehüdrogenaas 152
koehingamine 150
koehormoonid 110, 112
koensüüm A (KoA) 98, 150, 168, 214
koivedelik 218
koferment 67, 154
koiliin 146
kolaanhape 140, 141
kolamiin 32, 33, 184, 194
kolesteriin 140
koliin 32, 33, 184, 194
koliinesteraas 68, 94, 127, 237
kollageen 52, 237, 242
kollatõbi e. ikterus 231
kollidiin 112
kolostrum 254
komparatiivne biokeemia 12
kondroitiinväävelhape 28
koobalt 17, 215
koorehormoonid 124
koosteriin 35, 185
Kornberg, E. S. 189
kortikosteroon 124
kortikotropiinid 112, 118
kortisool 124
kortisoon 125, 185
kreatiin 193, 226, 242, 246, 251
kreatiininfosoferaas 246, 247
kreatinfosfaat 149, 242
kreatiniin 226, 242, 246, 251
Krebs, E. T. 103
Krebs, H. A. 171, 202
Krebsi-Henseleiti e. trikarboonhapete
tsükkel 169, 171, 203
Kritsman, M. 197

kromatograafiline analüüs 44, 45
kromoproteiidid 52, 57
krüptoksantiin 36, 83
ksantiin 209
ksantofüll 36
kseroftalmia 79
ksüloos-5-fosfaat 172
Kursanov, A. L. 161
kusiaine 226, 251
— süntees 202, 203, 205
kusi hape 209, 210, 226, 251
kvaternaarne struktuur 50
K-vitamin 78, 89, 90, 144
käärimine 142, 167
— alkohoolne 167
— piimhappeline 167
— võihappeline 167, 168
kümosiin 137
kümotrüpsiin 68, 138, 139
kümotrüpsinogeen 138

L

laapferment 137
laktaas 138, 139, 140
laktalbumiinid 254
laktoflaviin 95
 β -laktoglobuliin 254
laktoos 26, 174, 255, 256
lanoliin 32, 35
lauriinhape 30
Lavoisier, A. L. 150
letsitiinid 32, 33
leutsiin 40, 41, 51
ligaasid 74
lignotseriinhape 30
lihaskoe valgud 240, 242
lihaskode 240
lihtlipiidid 29
liikvor 236
liitlipiidid 29, 32
limahape 24
linaõli 31
linoleenhape 30
linoolhape 29, 30
lipaas 62, 65, 138
lipiidide ainevahetus 176
lipiidid 29
lipiidid 29, 32
lipokaiin 112, 115, 117, 185
lipokroomid 36, 226
liponeogenees 186
lipoproteiidid 52, 57, 224
lipoproteiidkompleks 59
lipotiiamiinipürofosfaat 169
lipotroopne faktor 180
Ljubimova, M. N. 247

Lunin, N. I. 75
luteiniseeriv hormoon 118
luteotropiin (mammotropiin) 119
lämmastiku bilanss 210
lüaasid 74
lümf 235, 236
lüsiin 40, 43, 51

M

makroelemendid 215
makroergiline side 208
— ühend 238
maksa esteraasid 67
maleinaatisomeraas 71
malonüül-KoA 178, 179
maltaas 65, 138, 139, 140, 237
maltoos 25
mammotropiin 119
mannoonhape 24
mannos 22, 23
mannosuhkurhape 24
maonõre 136, 245
melanoproteiidid 58
melanotropiin 112, 120
Menten, M. 71
merevaikhape 170, 171
merkaptaan 144
meromüosin 241
mesilaste vaha 32
mesobilifustsiin 144
mesoinositool 106
metakentriin 118
methemoglobiin 231
metioniin 40, 42, 193
Metšnikov, I. I. 128
17-metüülprogesteron 123
metüültestosteron 121
metüülouratsiil 128
metüülsütosiin 53
Michaelis, L. 71
mikroelemendid 17, 215, 216
mineraalained 237
mineraalkortikosteroidid 112, 124
mitokondriine süntees 177
mittetäisväärtuslikud valgud 212
monovitaminos 77
mononukleotiidid 54
monosahhariidid 21
mukoid 137, 242
mukoitiinvävelhape 28
mukopolüsahhariidid 38
Mulder, G. J. 36
munaalbumiin 38
muna kiukest 256
— lubikoor 256, 258
— rebu 256, 257
— valge 256

mutsiin 137, 140, 242
mükosteriinid 35
müoalbumiin 242
müoogen 241, 242
A-müoogen 241
B-müoogen 241
müoogenfibriin 241
müoglobiin 49, 57, 58, 231, 244
müoglobiini mudel 49
müokinaas (adenülaatkinaas) 246
müokinaasreaktsioon 249
müosiin 50, 51, 241, 242
müosiiniinidike 248
müristiinhape 30, 31

N

Nencki, M. 199
neuroglobuliinid 236
neurohormoonid 125
neurokeratiin 236, 242
neurostromiin 236
niatsiin 99
nikotiinamiid 78, 99, 152
nikotiinamiidadeniindinukleotiid-
fosfaat (NADP) 152
nikotiinhape 78, 99, 195
Nirenberg, M. W. 191
noradrenaliin 112, 125
norleutsiin 41
Northrop, J. H. 61, 137
nukleas 140
nukleinhapped 52, 55, 207
nukleoproteiidid 52, 242
nukleosiid 54, 55, 140, 208
nukleotidaasid 140, 208

O

Ochoa, S. 191
oksaaläädikhape 170
oksidatiivne desamiinimine 199
oksidatiivne fosforüleerumine 155, 156
β-oksidatsioon 181, 182
oksidoreduktaasid 74
oksühemoglobiin 230
oksüproliin 40, 44
oksütotsiin 112, 119, 192
oksidotsinaas 119
oleinhape 30, 31
oligosahhariidid 25
oliivõli 31
onkootne rõhk 213, 220, 221, 224
opistotoonus 92
opsiin 68

organi- e. rakurasv 29
ornitiin 43
ornitiin-dekarboksülaas 75
ornitiintsükkel 205
oroothape 207
osmootne rõhk 214, 220
osteomalaatsia 85, 117, 216
ovoalbumiin 256
ovoflaviin 257
ovoglobuliin 256
ovokonalbumiin 256
ovolivetiin 257
ovomukoid 256
ovomutsiin 256
ovovitelliin 257

P

Palladin, A. V. 90
Palladin, V. J. 61, 152
palmitiinhape 30, 31
pankrease nõre 138
pantoteenhape 98, 105
papaiin 64, 66, 67
paraaminobensoehape 78, 105
partsiaalrõhk 232, 233
Pasteuri efekt 168
Pasteur, L. 61, 128, 168
Pauling, L. 49, 50
Pavlov, I. P. 61, 67, 133, 140
peaaju hormoonid 112
pellagra 99
penitsilliin 129
pentoosid 21
pentoosfosfaatide tsükkel 172, 173
pentosaanid 26
pepsiin 38, 60, 61, 62, 65, 67, 75, 137, 146
pepsinogeen 62, 137
peptiidahel 45
peptiidside 45, 46
permeaablusvitamiin 109
peroksüdaas 58, 63, 66 238
peroos 106
pH-5-ferment 188
piim 253
piimaalbumiin 38
piimanääre 254
piimarasv 31, 255
piimaseerum 254
piimasuhkur 26, 254, 253
piima süntees 255
piimhape 166, 167, 168, 245
plasmavalgud 223
platsenta hormoonid 123
polüavitamiinoo 77
polüneuriit 92

polünukleotidaasid 207
polünukleotiidid 55
polüpeptiidid 47
polüpeptiid- ja proteohormoonid 112
polüpeptiidteooria 46
polüsahhariidid 24
porfiin 228
porfiinring 228
porfüriinalbumiinid 58
porfüriinid 192
P-vitamiin 78, 109
PP-vitamiin 77, 99
prednisoloon 125
prednisoon 125
progesteron 123
proferrmendid 61, 62, 74
prokonvertiin 89, 91, 234, 235
prolaktiin 119, 123
prolamiinid ja gluteliinid 51
proliin 40, 43, 44
prolinaas 140
properdiin 224
propionaat 145
propionüülkoliin 127
propioonaldehüüd 201
propioonhape 201
prosekretiin 138
prosteeiline rühm 51
protamiinid 51
proteiidid 50, 52
proteiinid 36, 50, 51
proteinferment 67
proteinaasid 142
proteinoogeensed amiinid 200
proteinoiidid 52
proteohormoonid 112
protoplasmarasv 176
protoporfüriin 228, 229
protrombiin 89, 90, 234, 235
provitamiinid 76, 83
pteridiin 104
pteroehape 104
pterüülglutamiinhape 104
puhveraine 217, 220, 221
puhverüsteemid 217, 220, 221
puriinalus 52, 192
puriintuum 207
puriintuuma süntees 207, 208
puskarõlid 168
putrestsiin 200
puuvillaõli 31
püridoksaal 97
püridoksamiin 97, 98
pürimidiinalus 209
pürimidiintuuma süntees 207, 208
pürokatehhiinamiinid 112, 125
püroviinamarihape 165, 169, 194
pürrooling 228

R

rahhiit 77, 84, 85, 216
 rahhiidivastane vitamiin 84
 rasvad 29, 176, 177
 rasvade biosüntees 177
 rasvhapete süntees 177, 178, 179
 raud 17, 215
 reduktiivne amiinimine 199
 relaxiin 124, 127
 renniin 137
 resorptsioon 146
 respiratoorne koefitsient 239
 retikuliin 242
 retinool 79, 81
 riboflaviin 78, 95
 ribonukleaas 38, 39, 47
 ribonukleiinhape (RNA) 53, 56
 riboos 22, 53
 riboos-5-fosfaat 54, 152, 208
 ribosomaalsed ribonukleiinhapped 56, 187
 ribosoomid 188
 ribuloos 22
 ribuloos-5-fosfaat 172
 Rickes, E. L. 101
 riitsinoolhape 30
 rodopsiin 80
 roe 144
 roiskumine 143, 144
 rutiin 109
 räästumine 31, 32

S

sahharaas 64, 65, 73
 sahharoos 25, 160
 sapipigmendid 231
 sapp 140
 sapphapped 140, 147
 sapropeel 101
 sarkolemmi valk 240, 242
 sarkoplasma 240, 241, 242
 Schmidt, A. 235
 Schmidt, C. 20
 sedoheptuloos-7-fosfaat 173
 searasy 31
 seedefermendid 61
 seedetrakti hormoonid 127
 seerum 220, 222
 seerumialbumiin 137, 223
 seerumiglobuliin 137, 224
 sein 52
 sekretiin 138, 113
 seksageenid 112, 120
 seriin 40, 42, 46, 192, 193, 194
 seriinfosatiidid 32, 34
 seriinfosfaat 57

serotoniin 113
 sfingofosfatiidid 34
 sfingomüeliinid 32, 34, 257
 sfingosiin 34
 sidrunhape 170, 171
 sigimisvitamiin 87
 siitosteriin 35
 «sisemine faktor» 101, 138
 skatoksüülväävelhape 252
 skatool 24, 143, 144
 skleroproteiinid 51, 52
 skorbuudivastane vitamiin 107
 skorbuut 77, 107, 109
 somatotroopne hormoon 112, 118, 124, 176, 186
 spermatseet 32
 spetsiifilised sünteesid 142
 Szent-Györgyi, A. 171
 staatiline biokeemia 11
 Starling, E. H. 111
 steraan 35
 steriinid 29, 35, 176
 steariinhape 30
 sterkobilin 144, 231
 sterkobilinogeen 231
 steroidglükosiidid, taimsed 35
 steroidhormoonid 112, 120, 124
 steroidid 29, 35
 stigmasteriin 35
 stomatiit 100
 streptomütsiin 129
 stroomavalk 242
 substraat 63, 152
 suguhormoonid 35, 112, 120
 suhkurhape 24
 sulfaniilamiid 105
 sulfaniilhape 105
 Sumner, D. 61
 suprarenaalnäärmete koorehormoonid 35
 südame lihaskude 246
 sülg 136
 sümaas 65
 sümpatiin 239
 süneres 213
 süntetaasid 74
 sünnöstrool 122
 süsivesikud e. sahhariidid 19
 — ainevahetus 156
 Semjakin, M. M. 90
 Šepovalnikov, N. P. 140
 želatiin 38

T

tagasi resorbeerumine 144
 taimne viirus 38
 tauriin 193, 252

taurokoolhape 140, 142
 ternespiim e. kolostrum 254
 terramütsiin 130
 tetrahüdrofoolhape 207
 tiamiin 78
 Timirjazev, K. A. 19, 157
 tokoferool 78, 88, 89
 transamiinimine 196, 199
 transaminaasid 98
 transferaasid 74
 transferrin 225
 transpordi-RNA 56, 188, 189
 treoniin 40, 42, 46
 triglütseriid 177
 — süntees 179
 trijoodtüroniin 112
 trikaltsiumfosfaat 226
 trikarboonhapete tsükkel 170, 172
 triosid 21
 triviaalnomenklatuur 74
 tromb 235
 trombiin 68, 234, 235
 trombokinaas 66, 234
 tromboplastiin 234, 235
 trombotropiin 91
 trombotsüüdid 234
 trombotsüüdifaktorid 235
 tropomüosiin 242
 trüpsiin 65, 67, 138, 139
 trüpsinogeen 62
 trüptofaan 40, 43, 143, 194
 tsellobioos 26
 tselluloos 20, 27
 tsentropneiin 112, 117
 tserebroonhape 30
 tserebroosiidid 29, 34
 tserebrospinaalvedelik (liikvor) 236
 tserotiinhape 32
 tsitriin 78, 109
 tsitrulliin 43
 Tsvet, M. S. 44
 tsüaankobalamiin 78, 101
 tsüsteiin 42, 192, 194
 tsüstiin 40, 42, 139
 tsütokroom 58, 153, 154
 tsütokroomoksüdaas 153
 tsütosiin 52, 53, 208
 täisväärtuslikud valgud 212
 tärklis 20, 26, 160
 tülakentriin 118
 tümiin 52, 53
 türamiin 195
 türeoglobuliin 38, 112
 türeotropiin 112, 119, 123
 türoksiin 112, 114, 176, 196
 türosiin 40, 43, 51, 143, 195
 türosinaas 225

U

ubikinoon e. koferment Q 154
 uratsiil 52, 53
 ureaas 61, 64, 65, 67, 206, 251
 uridiinrifosfaat 255
 uridüülhape 55, 208
 uriin 250
 uriini pigmendid 252
 urobiliin 231, 252
 urobilinogeen 252
 urokaiinhape 196
 urokromogeen 252
 urokroom 252
 uroonhapped 28
 uroonpaarishapped 24

V

vagotoniin 112, 115, 117
 vahad 29, 32
 valgud 36
 valgu miinimum 211
 valiin 40, 41
 valkkompleksid 58
 valksüsteem 221
 valkude aminohappeline koostis 40
 — denatureerumine 38
 — elementaarne koostis 37
 — intermediaarne ainevahetus 186
 — keemiline koostis 39
 — klassifikatsioon 50
 — kolloidsed omadused 37, 38
 — molekuli ruumiline ehitus 49
 — molekulmass 37, 38
 — primaarne struktuur 50
 — sekundaarne struktuur 50
 — tertsiaarne struktuur 50
 vasopressiin 112, 119
 vasototsiin 112
 veevahetus 212, 214
 veise- ja lambarasv 31
 vere ekskretorne funktsioon 219
 — kaitsefunktsioon 219
 — koagulatsioon 234, 235
 — lahustamisvõime 220
 — nutritiivne e. toiteline funktsioon 219
 — plasmavalgud 223
 — reguleatorne funktsioon 219
 — respiratorne funktsioon 219
 vereplasma pigmendid 226
 verevärvaine 227
 veri 219
 vesi 18
 vesinikkarbonaatpuhver 217, 221
 vesinikside 47, 48

vikasool 91
 viskoossus 220
 vitamiinid 74
 vitelliin 57
 võihape 30
 väsimus 249
 Warburg, O. 61, 152, 153, 172
 Wieland, H. 61, 152
 Willstätter, R. 61, 63, 67, 157
 Watson, I. D. 56

Õ

õunhape 171

östradiol 122
 östriool 122
 östrogeenid 112, 120, 121, 122
 östroon 122, 124

U

üंबरamiinimine 197

Y

Young, H. 68, 162

vikarool 41
viskoosus 220
vitamiinid 74
vitellin 57
võhape 30
võimus 249
Warburg, O. 61, 162, 163, 172
Wieland, H. 61, 159
Wüstlicher, R. 61, 63, 67, 167
Wolton, I. D. 56

66pääool 122
66trüool 122
66trüogeelid 112, 120, 121, 122
66trüoor 122, 124

amberamüüginine 167

Eunhape 171

Young, H. 63, 162

Аугуст Мянник. БИОХИМИЯ. Второе исправленное издание. На эстонском языке. Художественное оформление Т. Ару. Издательство «Валгус». Таллин, Пярнуское шоссе, 10.

Toimetaja A. Kruus. Kunstiline toimetaja R. Tungla. Tehniline toimetaja L. Krikmann. Korrektorid M. Leoke ja L. Lipinskaja. Laduda antud 28. IX 1972. Trükkida antud 17. V 1973. Läti NSV Staicele Paberivabriku trükipaber nr. 1, 60×90/16. Trükipoognaid 17. Arvestuspoognaid 17,97. Trükiarv 2500. MB-05052. Tellimuse nr. 5730. Kirjastus «Valgus». Tallinn, Pärnu mnt. 10. Hans Heidemanni nim. Trüükikoda. Tartu, Ulikooli 17/19. I.

Hind 83 kop.

470 23=

A

33265

6013538

TÜ RAAMATUKOGU



1 0300 00601353 8