

ЛЬВІВСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ФІЗИЧНОЇ КУЛЬТУРИ

Кафедра біохімії та гігієни

Ферменти, механізм дії, біологічна роль

Лекція з навчальної дисципліни

Біохімія

для студентів II курсу

спеціальності 024 хореографія

“ЗАТВЕРДЖЕНО”

на засіданні кафедри

біохімії та гігієни

„31” серпня 2018 р. протокол № 1

Зав.каф ____ д.б.н. Борецький Ю.Р.

Тема: Ферменти, механізм дії, біологічна роль.

Ферменти - це високоспеціалізовані білки, котрі прискорюють хімічні реакції в клітинах, тобто це біологічні каталізатори. Це функціональні одиниці клітинного метаболізму. Діючи в строго визначеній послідовності, вони каталізують сотні багатостадійних реакцій, в ході яких здійснюється розщеплення молекул поживних речовин, запасається і перетворюється хімічна енергія та з простих молекул-попередників будуються макромолекули, що входять до складу клітини. Ферменти регулюють швидкість всіх реакцій, які протікають в організмі. Вони використовуються у дуже малих кількостях, бо проявляють високу каталітичну активність і в ході каталізу їх молекули не змінюються.

Кожна реакція каталізується певним специфічним ферментом. Тому в клітинах утворюється багато різних ферментів, що каталізують перетворення різних речовин. Речовина, перетворення якої каталізує фермент, називаються *субстратом*. Ферменти збільшують швидкість хімічної реакції, знижуючи енергію активації, яка необхідна для перетворення субстратів.

Ферменти можуть знаходитись у рідкій частині клітини - цитозолі, в клітинних органеллах - ядрі, мітохондріях, рибосомах, лізосомах. Зокрема в цитоплазмі містяться ферменти анаеробного окиснення вуглеводів, біосинтезу жирних кислот, перетворення амінокислот. У ядрі — ферменти синтезу нуклеїнових кислот, у мітохондріях — ферменти процесів аеробного окиснення вуглеводів і жирних кислот. У мембранах локалізовані ферменти дихального ланцюга і процесів окисного фосфорилування, що каталізують реакції утворення АТФ. У рибосомах - ферменти біосинтезу білка, у лізосомах — ферменти гідролітичного розщеплення.

Коли характеризують фермент, визначають його *активність*. За одиницю активності прийнято таку кількість ферменту, яка каталізує перетворення 1 мікромоля субстрату в 1 хв при оптимальних умовах. Згідно міжнародної системи одиниць активність ферменту виражають у *катала*. Один катал

відповідає кількості ферменту, *котра перетворює 1 моль субстрату в 1 секунд.* Кожний фермент має свої *оптимальні умови прояву активності.* Швидкість реакції, котру він каталізує, за цих оптимальних умов є *максимальною.*

Для назв ферментів використовують три номенклатури - *тривіальну, раціональну, систематичну.* Згідно раціональної номенклатури назва ферменту походить від назви каталізуючої речовини з додаванням закінчення "аза". Так, фермент, який каталізує гідроліз сечовини називається *уреазою*, фермент, що гідролізує аргінін – *аргіназою*, сахарозу – *сахаразою*, а ферменти, за участю яких відбувається гідроліз жирів називаються ліпазами. *Тривіальна* - це робоча назва ферменту, де вказаний процес, у якому бере участь даний фермент. Наприклад, назва *пепсин*, ферменту, який здійснює гідроліз білків, походить від слова "pepsis" - травлення, а *трипсин* – від слова "tripsis" - розрідження. *Систематична*, рекомендована Міжнародною системою одиниць, включає назву субстрату і тип реакції, котру каталізує даний фермент з додаванням закінчення "аза". Якщо субстрат є у вигляді іонів, то додається закінчення "ат". Наприклад, окиснення лактату каталізує лактатдегідрогеназа. Всі ферменти в залежності від типу каталізуючої ними реакції поділяються на шість основних класів, кожен з яких включає ряд підкласів. Кожен фермент має чотиризначний кодовий номер (шифр) і систематичну назву, яка дозволяє ідентифікувати каталізуючу цим ферментом реакцію. Як приклад розглянемо фермент, який каталізує реакцію:



Систематична назва цього ферменту – АТФ: *гексоза 6-фосфотрансфераза.* Він переносить фосфатну групу з АТФ на гексозу. Даний фермент належить до 2 класу і має код 2.7.1.1., де перша цифра (2) означає клас (трансферази), друга (7) - підклас (фосфотрансферази), третя (1) – підпідклас (фосфотрансферази з гідроксильною групою в якості акцептора) і четверта цифра (1) - порядковий номер ферменту в під підкласі, вона вказує на те, що акцептором фосфатної групи є D-гексоза.

Ферменти використовуються у: виробництві сира, хлібопечені, пивоварінні, і особливо у вигляді препаратів, у медицині.

Наука про ферменти називається *ензимологією*. Від активності ферменту і їх кількості залежить інтенсивність обміну речовин і функціональний стан організму. Впливаючи на ферменти можна змінювати швидкість метаболізму. Наприклад, при м'язовій діяльності може змінюватись активність і біосинтез ферментів, що веде до посилення або сповільнення швидкості метаболізму поживних речовин і процесів енергоутворення. Порушення ензиматичних процесів – *ензимопатії* або *ферментопатії* лежать в основі розвитку різних патологічних станів. Ензимопатії поділяють на *первинні* й *вторинні*. До першої групи належать спадкові захворювання обміну речовин, у патогенезі яких основну роль відіграє відсутність, нестача або аномальна структура ферменту. Первинні, або спадкові, ензимопатії виникають унаслідок змін у генетичному коді синтезу ферментів. Причинами ферментативних дефектів можуть бути: аномальна структура ДНК, порушення перенесення генетичного коду від ДНК до РНК, змінена структура РНК і порушення в передачі інформації від РНК до рибосом, а крім того, причиною метаболічних розладів можуть бути генетично зумовлені порушення співвідношення природних активаторів та інгібіторів ферментів.

Друга група — це захворювання, за яких ферментативні порушення розвиваються вторинно, під час патологічного процесу (набуті ензимопатії). Причинами цих та інших ензимопатій можуть бути: відсутність або недостатність коферменту через недостатнє надходження в організм людини вітамінів, мікроелементів, посилене розщеплення або виведення ферментів, відсутність активаторів ферментів, порушення температурного та рН-оптимумів, оптимальної концентрації субстрату.

Будова ферментів.

Відомо до 2000 ферментів. Як білки, вони мають просторову структуру. Нативна (природна) структурна організація, забезпечує їх каталітичну функцію. Її порушення приводить до втрати активності ферментів. В прояві каталітичної активності ферменту приймає участь не вся молекула, а

тільки її певна частина, яка називається активним центром. *Активний центр* - це частина молекули ферменту, котра взаємодіє з коферментом і субстратом і бере участь у перетворенні речовини. Він може бути утворений кількома функціональними групами окремих амінокислот, розміщених в різних ділянках поліпептидного ланцюга молекули білка. Деякі ферменти, котрі складаються з субодиниць, мають декілька активних центрів, або один, утворений при взаємодії цих субодиниць.

Крім активного є ще *регуляторний центр або алостеричний*. Це певна ділянка на молекулі ферменту, до якої можуть приєднуватись низькомолекулярні речовини-модулятори і змінювати його структуру і активність. Такими є ключові ферменти метаболічних шляхів (фосфофруктокіназа).

Ферменти поділяються на *прості і складні*. До перших відносяться білки шлунково-кишкового тракту - амілаза, пепсин, трипсин. Вони складаються тільки з білкової молекули. Складні ферменти складаються з білкової частини, яка називається *апоферментом*, і небілкової частини, яка називається *кофактором або коферментом*. Якщо небілкова частина представлена органічними речовинами, то вона називається *коферментом*, якщо неорганічними речовинами, наприклад іонами металів, то називається *кофактором*. Деякі ферменти для активності потребують і коферменту і іону металу. Останні у одних ферментів можуть зв'язуватись з білком тимчасово і легко від'єднуватись, а у інших ці зв'язки можуть бути міцними і постійними. В останньому випадку небілкову частину ферменту називають *простетичною групою*. Весь активний фермент з коферментом і іоном металу називається *голоферментом*.

Кофактори. Без коферменту складний фермент (холофермент) не є активний. Коферменти діляться на *вітамінновмісні і невітамінні*. Вітамінновмісні коферменти – нікотинамідні, флавінові, кофермент ацетилювання, тіамінпірофосфат та ін. *Нікотинамідні (НАД, НАДФ)* містять у своєму складі нікотинамід (вітамін РР), *флавінові (ФМН, ФАД)* – вітамін В₂ (рибофлавін). Це

коферменти дегідрогенази, які каталізують процеси біологічного окиснення поживних речовин. Вони відіграють роль акцепторів і переносників водню. *Кофермент ацетилювання КоА-SH* -містить вітамін В₃ (пантотенову кислоту), нуклеотид (АДФ) і β-меркаптоетанол, що містить SH-групу. Цей кофермент відіграє роль в обміні вуглеводів, ліпідів, білків, входить до складу ферментів, що каталізують перенесення ацетильних залишків (CH₃-CO-). Тіамінпірофосфатний кофермент (ТПФ) містить вітамін В₁ (тіамін). Це кофермент ферментів, що каталізують реакції декарбоксілювання (-CO₂) пірвіноградної і інших кетокислот, регулює розпад та окиснення вуглеводів.

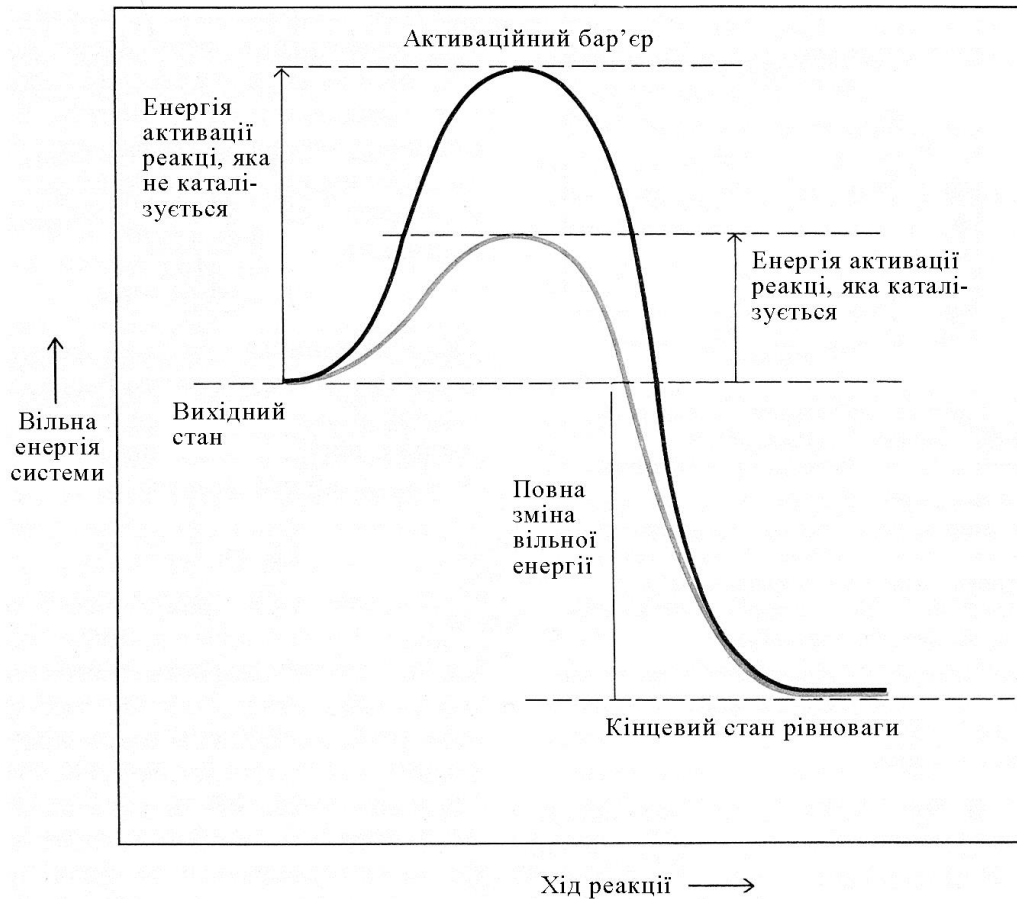
Невітамінними коферментами можуть бути нуклеотиди АТФ, ГТФ, УДФ, ЦПФ, пептиди, метали. Також існують коферменти-активатори, які *безпосередньо діють на фермент* (іони металу). Безпосереднє перетворення субстрату в цьому випадку виконується коферментом, а апофермент забезпечує приєднання субстрату і послаблення хімічних зв'язків у ньому.

Деякі ферменти складні можуть існувати в клітині у вигляді кількох молекулярних форм. Вони відрізняються структурою і властивостями але каталізують одну і ту ж реакцію. Є *ізоферменти і множинні форми ферменту*. Ізоферментами називаються форми ферменту, які відрізняються між собою первинною структурою молекули білка і каталітичною активністю. Так, лактатдегідрогеназа, що каталізує зворотню реакцію перетворення лактату в піруват, міститься в організмі людини у вигляді п'яти ізоформ. Вони мають однакову молекулярну масу, але різну каталітичну активність, для них характерна тканинна специфічність. У м'язах переважає тип М₄, у серцевому м'язі Н₄.

Множинні форми утворюються при зміні третинної структури одного і того ж ферменту під впливом різних факторів середовища, що впливає на його каталітичну активність. Прояв таких форм є певним регуляторним фактором пристосування обмінних процесів до умов середовища.

Механізм дії ферментів.

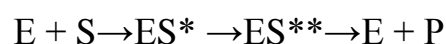
Умовою проходження будь-якої хімічної реакції є взаємодія молекул реагуючих речовин. Це можливе тільки тоді, коли молекули володіють достатньою кількістю енергії, необхідної для подолання існуючого між ними енергетичного бар'єру. *Енергетичний бар'єр* зумовлений або силами відштовхування між молекулами або силами зчеплення між атомами в молекулах самих реагуючих речовин (міцністю хімічних зв'язків). Чим вищий енергетичний бар'єр, тим повільніше протікає реакція. В хімічну реакцію вступають тільки активовані молекули, тобто ті, які мають енергію активації, тобто є в активній формі, котра називається *перехідним станом*. Такі молекули здатні подолати енергетичний бар'єр даної реакції. *Енергія активації* - це енергія, яка необхідна молекулам для вступу в реакцію. *Це кількість енергії в калоріях, необхідна для того, щоб всі молекули 1 моля речовини при певній температурі досягли перехідного стану, що відповідає вершині енергетичного або активаційного бар'єру*. Швидкість реакції пропорційна концентрації молекул, що знаходяться в перехідному стані. У неживій природі активація молекул здійснюється шляхом нагрівання, підвищенням тиску або опроміненням. Як правило, підвищення температури на 10°C викликає прискорення хімічної реакції приблизно у два рази. У живому організмі, де використання таких засобів неможливе, існують так звані "обхідні шляхи". Перетворення речовин здійснюється завдяки зниженню енергетичного бар'єру реакції ферментами-каталізаторами. Ферменти взаємодіють з субстратом, знижуючи енергію активації:



Згідно теорії Міхаеліса і Ментена, механізм взаємодії ферменту і субстрату пов'язаний з утворенням нестійких фермент-субстратних комплексів (ES). В процесі утворення фермент-субстратного комплексу в субстраті проходить перерозподіл енергії, що приводить до розриву і утворення хімічних зв'язків.

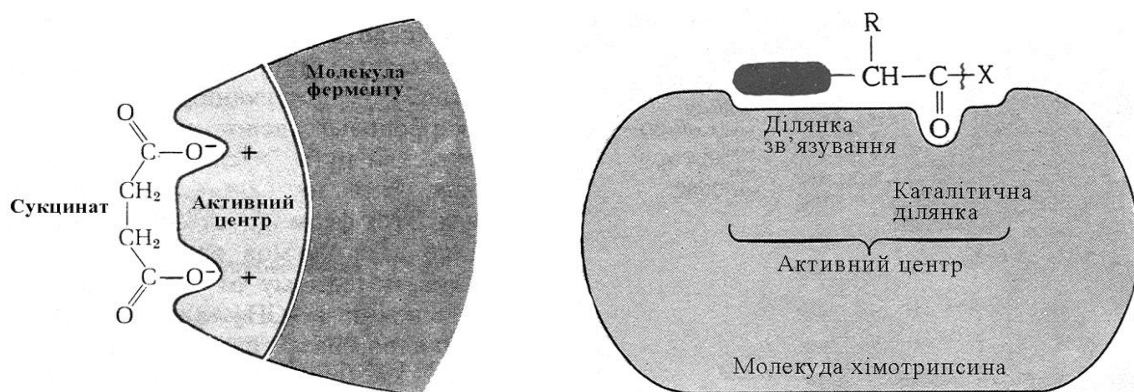
Процес взаємодії субстрату і ферменту протікає в декілька стадій.

1. Взаємодія субстрату (S) з активним центром ферменту (E) і утворення фермент-субстратного комплексу (ES).
2. Деяке перетворення фермент-субстратного комплексу, в ході якого речовини переходять в активний стан і розпадаються на фермент і продукт реакції (P).
3. Відділення продуктів реакції від активного центру ферменту і дифузія їх в зовнішнє середовище.



Сам фермент в ході реакції не змінюється і може взаємодіяти з новими молекулами субстрату.

Взаємодія ферменту і субстрату може відбутись тільки при відповідності форми активного центру ферменту з структурою молекули субстрату, тобто при їх високій спорідненості. Існують декілька моделей, котрі пояснюють механізм взаємодії ферменту і субстрату. Згідно моделі *Фішера* активний центр ферменту має жорстку структуру і точно відповідає структурі молекули субстрату. Молекула субстрату підходить до активного центру фермента як *ключ до замка*. Модель *Кошланда* "*рукавичка — рука*". Фермент не має жорсткої конфігурації і створюється субстратом в момент взаємодії аналогічно рукавичці:

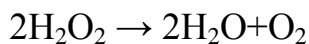


Існують чотири основні фактори, котрі визначають здатність ферментів прискорювати хімічні реакції. Першим є *зближення і орієнтація*. Фермент здатний зв'язувати молекулу субстрату таким чином, що зв'язок, який атакується ферментом виявляється не тільки розміщеним у безпосередній близькості від каталітичної групи, але й правильно орієнтованим по відношенню до неї. Наступним є *напруження і деформація*. Приєднання субстрату може викликати конформаційні зміни в молекулі ферменту, котрі приводять до напруження структури активного центру, а також дещо деформують зв'язаний субстрат, полегшуючи взаємодію. *Кисотно-основний каталіз*. В активному центрі ферменту можуть знаходитись групи специфічних амінокислотних залишків, котрі є хорошими донорами або акцепторами протонів і тому є потужними каталізаторами багатьох органічних реакцій.

Властивості ферментів.

Для ферментів характерно: *висока каталітична активність, специфічність дії, регульованість їх активності.*

Завдяки *високій каталітичній активності* швидкість деяких хімічних реакцій збільшується в мільйон разів. При $T=0^{\circ}\text{C}$ одна молекула каталази розщеплює 40 000 молекул H_2O_2 в секунду.



Специфічність проявляється до субстрату і до типу хімічної реакції. *Абсолютна* - тоді, коли фермент каталізує перетворення тільки одного субстрату (аргіназа каталізує розщеплення аргініну на сечовину і орнітин, лактаза – тільки лактозу). *Відносна* - коли ферменти каталізують розщеплення певного типу хімічного зв'язку в молекулах різних речовин (трипсин, хімотрипсин, пепсин, ліпази). Хімотрипсин каталізує гідроліз пептидів, але розриває тільки ті пептидні зв'язки, в яких карбонільна група належить залишкам фенілаланіну, тирозину, триптофану. Будова субстрату для них не має значення. *Сtereохімічна субстратна специфічність* найвища: ферменти діють тільки на один із декількох ізомерів (ферменти гліколізу тільки на D-форми). *Групова* - ферменти діють на субстрати з однаковим типом зв'язку і подібною будовою молекул (холінестерази розщеплюють ефірний зв'язок в субстратах, котрі містять залишок холіну).

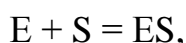
Регульованість активності ферментів здійснює більш тонку регуляцію швидкості і направленості метаболічних процесів. Існують механізми регуляції *на рівні існуючих ферментів*: за рахунок модифікації ферменту (фосфорилування, дефосфорилування, протеоліз, принцип зворотнього зв'язку), і *на рівні їх синтезу* (на рівні генів і рівні транскрипції). Процеси адаптації організму до фізичних навантажень взаємопов'язані з вдосконаленням різних механізмів регуляції активності ферментів.

Фактори, що впливають на дію ферментів.

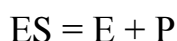
Ферменти мають певні оптимальні умови прояву активності. *Оптимальні умови* - це умови, в яких реакція протікає з максимальною швидкістю. На дію

ферментів впливають: *кількість ферменту, концентрація субстрату, рН середовища, температура, присутність активатора або інгібітора.*

Концентрація ферменту і субстрату. При дуже низьких концентраціях субстрату швидкість реакції дуже мала, але поступово зростає відповідно до збільшення концентрації субстрату. Але із збільшенням концентрації субстрату приріст швидкості стає все меншим і меншим. І настає момент, коли збільшення концентрації субстрату не викликає прискорення реакції. Швидкість в цей момент називається *максимальною швидкістю реакції*. Тобто, *при постійній концентрації ферменту швидкість ферментативної реакції збільшується із збільшенням концентрації субстрату до насичення фермента субстратом, досягає максимального значення і далі не збільшується.* Саме таке спостереження дозволило зробити висновок про те, що необхідною стадією ферментативного каталізу є з'єднання ферменту з субстратом, в результаті чого формується *фермент-субстратний комплекс.*

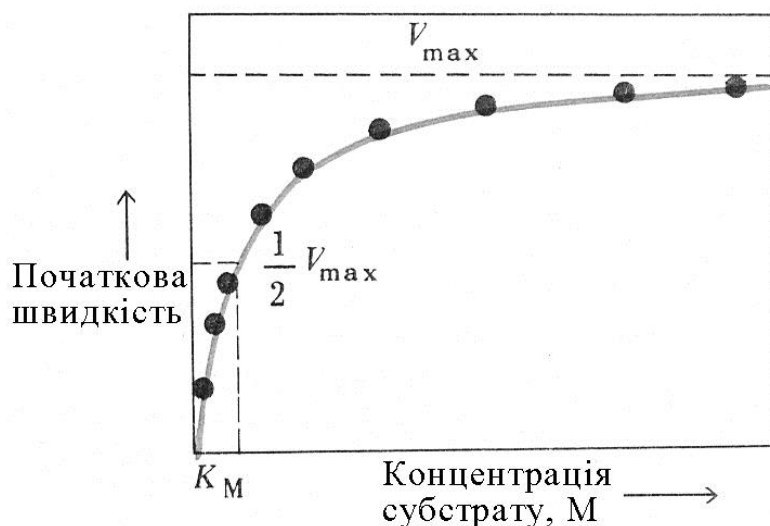


цей комплекс розпадається у більш повільній реакції



Оскільки друга, більш повільна стадія буде лімітувати швидкість всього процесу, то загальна швидкість каталізуючої реакції повинна бути пропорційна концентрації фермент-субстратного комплексу ES. У будь-який момент ферментативної реакції фермент існує в двох формах - вільній (незв'язаній) і у складі фермент-субстратного комплексу (зв'язаній). Швидкість ферментативної реакції буде максимальною тоді, коли весь фермент перейде у комплекс ES, а концентрація вільного ферменту E буде максимально низькою.

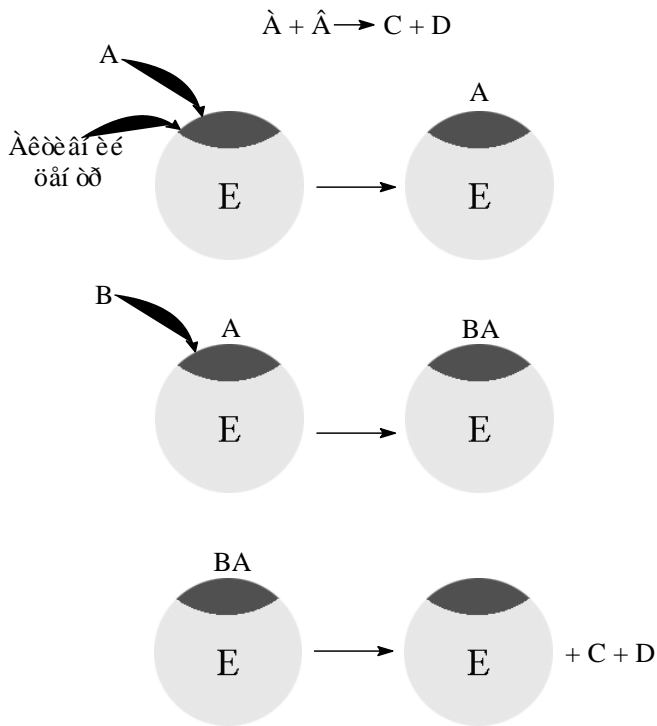
Існує кількісний зв'язок між концентрацією субстрату і швидкістю ферментативної реакції. Вона визначається як константа Міхаеліса і Ментена К_м. *К_м можна визначити як концентрацію субстрату, при якій даний фермент забезпечує швидкість реакції, рівну половині від її максимальної швидкості.*



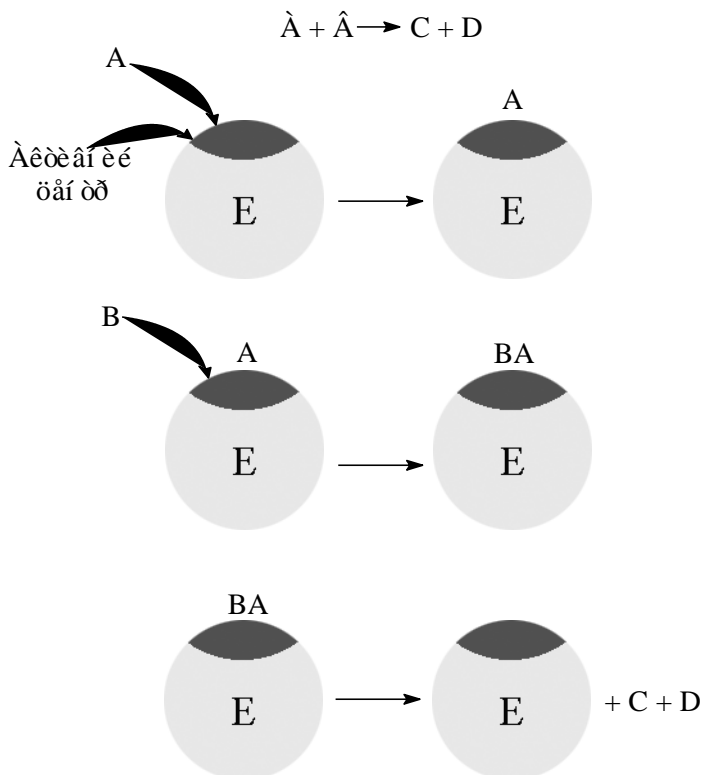
Вплив концентрації субстрату на початкову швидкість каталізуючої ферментом реакції.

Згідно рівняння можна розрахувати швидкість реакції при будь-якій концентрації субстрату. V_{\max} і K_M використовують для характеристики каталітичної здатності ферментів.

Дуже часто, у ферментативних реакціях зв'язуються з ферментом дві або більше молекул субстрату. Такі реакції включають перенесення атома або функціональної групи від одного субстрату до іншого. Такі реакції можуть протікати за двома механізмами. Перший - це реакції *одинарного заміщення*. Два субстрати зв'язуються з ферментом і утворюється ЕАВ, який розпадається на С і D.



Другий - *подвійне зміщення*. В певний момент часу з каталітичним центром зв'язаний тільки один з двох субстратів. Приєднання першого субстрату супроводжується перенесенням його функціональної групи на молекулу ферменту. Після видалення продукту першого субстрату можливе приєднання другого субстрату до ферменту і прийняття ним функціональної групи.



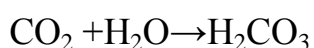
pH. Близькі до pH рівне 7. Однак пепсин при pH=2, трипсин pH=8. Зміна pH відразу впливає на структуру активного центра. Оптимум pH ферменту не завжди співпадає з характерним для нього pH нормального клітинного оточення цього ферменту. Воно може бути вищим і нижчим. Тоді каталітичну активність ферменту можна в деякій мірі регулювати, змінюючи pH навколишнього середовища.

Температура. При підвищенні температури від 0°C до 40°C активність ферменту зростає. Температурний коефіцієнт $C > = 2$ (швидкість зростає в 2 рази на кожні 10° C). До 45°-55° C активність знижується через теплову денатурацію. Є термостабільні ферменти - міокіназа. Вона активна при 100° C. При пониженні температури активність ферменту знижується але незворотня денатурація не відбувається (сплячка тварин, розморожування продуктів).

За одиницю активності ферменту беруть таку його кількість, яка каталізує перетворення 1 мкмоль субстрату за 1 хв при 25°C в оптимальних умовах ферменту. Згідно міжнародній системі одиниць активність ферменту виражають в *каталах*, що відповідає кількості ферменту, котра перетворює 1 моль субстрату за 1 секунд. Кожний фермент має свої оптимальні умови прояву активності. Швидкість реакції, котру він каталізує, за цих оптимальних умов є максимальною.

Питома активність - число одиниць ферментативної активності в розрахунку на 1 мг білка. Це міра чистоти ферментного препарату.

Число обертів ферменту - це число молекул субстрату, що зазнає перетворення за одиницю часу в розрахунку на одну молекулу ферменту. Наприклад *карбонат-дегідратаза (карбоангідраза)* є дуже активним ферментом з числом обертів 36000 000 в 1 хв. на 1 молекулу ферменту



Активатори та інгібітори. На прояв каталітичної активності ферментів великий вплив здійснюють утворені в тканинах або потрапляючи в організм з зовнішнього середовища *активатори і інгібітори (паралізатори).*

Активатори збільшують, а інгібітори пригнічують активність ферменту. Багато ферментів виробляються живою тканиною в неактивній формі - це *проферменти*. Перехід їх у активну форму відбувається під дією різних активаторів. В якості активаторів можуть виступати іони, специфічні ферменти, гормони. Так, багато ферментів, що приймають участь у процесах тканинного дихання, активуються іонами магнію, марганцю; фермент амілаза, що прискорює травлення крохмалю - іонами хлору, АТФ-аза клітинних мембран - іонами натрію і калію; пепсин утворюється із пепсиногену при високій концентрації водневих іонів, активність гексокінази, що каталізує перетворення глюкози у її фосфорний ефір – збільшується при дії інсуліну. Механізм дії активатора різний: він або звільняє активний центр від паралізуючої дії інгібітора або полегшує утворення фермент-субстратного комплексу. Наприклад, іони Ca^{2+} і Mg^{2+} сприяють утворенню комплексу АТФ з міозином. *Інгібітори* є двох типів: *незворотні та зворотні*. *Незворотні* зв'язують або руйнують функціональну групу молекули фермента, котра необхідна для прояву каталітичної активності. Наприклад - диізопропілфторфосфат (ДФФ), приєднуючись до гідроксильної групи залишку серину в активному центрі ацетилхолінестерази, утворює її каталітично неактивне похідне. Це отруйна речовина нервово-паралітичної дії. *Зворотні* інгібітори поділяються на *конкурентні та неконкурентні*. Конкурентний інгібітор конкурує з субстратом за зв'язування з активним центром, але на відміну від субстрату, інгібітор не зазнає ферментативного перетворення. Збільшивши концентрацію субстрату можна послабити дію такого інгібітора. Прикладом є інгібування сукцинатдегідрогенази аніоном маленової кислоти. Сукцинатдегідрогеназа відщеплює водень від сукцинату. Фермент може інгібуватись подібним малонатом, який також має дві карбоксильні групи. Сукцинатдегідрогеназа не здатна відщеплювати водень від малонату, але малонат займає активний центр ферменту, не даючи йому можливості взаємодіяти з нормальним субстратом.

Другий вид інгібування - *неконкурентне*. Такі інгібітори вступають в хімічні реакції з активним центром або фермент-субстратним комплексом і блокують його. Так, іони ртуті, свинцю, срібла та іони важких металів

зв'язують ОН-групи поліпептидних ланцюгів, а окис вуглецю (чадний газ) зв'язується з простетичними групами типу гема.

В кожній ферментній системі є хоча б один фермент, що виконує роль “диригента”. Він визначає швидкість всієї послідовності реакцій оскільки каталізує лімітуючу стадію, тобто найбільш повільну реакцію. Він виконує не тільки каталітичну функцію, але й може підвищувати або понижувати всю каталітичну активність процесу, відповідаючи на певні сигнали. Такі ферменти називаються *регуляторними*. Дякуючи дії регуляторних ферментів швидкість кожної послідовності метаболічних реакцій може в любий момент змінюватись, у залежності від енергетичних чи будь-яких потреб клітини. Існує два класи регуляторних ферментів. Це *алостеричні* ферменти, котрі регулюються нековалентно зв'язаними з ними модуляторами, і ферменти, що регулюються *шляхом їх ковалентної модифікації*. У деяких ферментних системах перший (регуляторний) фермент інгібується кінцевим продуктом. Регуляція такого типу називається *інгібуванням за принципом зворотнього зв'язку або ретроінгібуванням*.

Алостеричні ферменти дещо відрізняються від звичайних. Як правило вони є великих розмірів. Мають ативний центр, а також *алостеричний або регуляторний центр* для зв'язування регулюючого метаболіту, який називається *ефектором* або *модулятором*. Модулятори є інгібуючі або негативні, вони інактивують фермент. Як правило це кінцеві продукти реакцій. За хімічним складом вони відрізняються від субстрату, тому такі ферменти називаються *гетеротрофними*.

Однак, є алостеричні ферменти, які активуються молекулами модулятора. В такому випадку функцію активуючого модулятора виконує не кінцевий продукт, а якийсь інший метаболіт. Зокрема, часто активуючим модулятором такого типу виступає сама молекула субстрату. Такі ферменти називаються *гомotropними*, так як модулятором і субстратом є одна і та ж сполука. Такі ферменти мають два або більше каталітичні центри. Ці центри виконують подвійну функцію, діючи як каталітичні, і як регуляторні. Алостеричні

ферменти такого типу реагують на ситуації, коли субстрат накопичується в надлишкових кількостях і повинен бути видалений в ході наступних реакцій.

Класифікація ферментів.

В основу класифікації покладено типи реакцій, які вони прискорюють. Розрівняють 6 класів, які поділяються на окремі групи.

1. Оксидоредуктази - прискорюють окисно-відновні реакції: дегідрогенази, оксидази, гідроксилази і оксигенази (цитохромоксидази, лактатдегідрогенази);

2. Трансферази - прискорюють міжмолекулярний перенос різних груп:

а) метилтрансферази (- CH₃);

б) ацилтрансферази (кислотний залишок - *ацил*);

в) глікозилтрансферази (залишок глюкози);

г) амінотрансферази (-NH₂);

д) фосфотрансферази (залишок фосфорної кислоти).

в) глікозилтрансферази (залишок глюкози);

г) амінотрансферази (-NH₂);

д) фосфотрансферази (залишок фосфорної кислоти).

3. Гідролази - прискорюють гідроліз ефірних або пептидних зв'язків у молекулах полісахаридів, ліпідів, білків, нуклеотидів з участю води; перенос функціональних груп на молекулу води (гідролітичні ферменти травлення білків пептидази, вуглеводів - амілази, сахарози, жирів - естерази).

4. Ліази - прискорюють негідролітичний розпад органічних речовин за зв'язками: C-C, C-H, O-O, приєднання груп по подвійних зв'язках і зворотні реакції (декарбоксилази).

5. Ізомерази - прискорюють процеси внутрімолекулярних перебудов - перетворень одних ізомерів в інші, тобто пренос груп всередині молекули (цис, транс-ізомерази).

6. Лігази або синтетази - каталізують реакції синтезу високомолекулярних полімерів із мономерів, активованих АТФ, а саме, утворення зв'язків С-С, С-S, С-N за рахунок реакцій конденсації, спряжених з розпадом АТФ.