

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГАНГЛИОЗИДОВ

Жданкин А.Е., Ушакова Г.А.

Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара

Статья посвящена вопросам номенклатуры, структуры, свойств, локализации и функций ганглиозидов. Рассмотрены классификация ганглиозидов по Свеннерхольмскому и номенклатура IUPAC. Охарактеризована структура ганглиозидов и сиаловой кислоты, входящей в их состав. Обобщены данные о физико-химических свойствах, молекулярной организации и локализации ганглиозидов. Приведены данные о рецептивной функции ганглиозидов и их роли в процессах развития и дифференциации клеток.

Ключевые слова: ганглиозиды, классификация Свеннерхольма, сиаловая кислота, гематозид, моносиалоганглиозид GM1, рецептивная функция.

Постановка проблемы. В соответствии с физико-химическими свойствами ганглиозиды относят к группе кислых сфинголипидов. Для них характерно наличие отрицательно заряженных карбоксильных групп (COO⁻), носителями которых служат остатки сиаловых кислот. Это придает ганглиозидам свойства слабых многоосновных органических кислот.

Основной проблемой современных научных работ в Украине, посвященных изучению ганглиозидов, является отсутствие обобщенных теоретико-экспериментальных данных о структуре, физико-химических и функциональных свойствах последних. Не полностью рассмотрены вопросы номенклатуры и классификации ганглиозидов, а также роль моносиалоганглиозидов GM1 в осуществлении клеточной рецепции.

Анализ последних источников и публикаций.

Первичные данные о свойствах ганглиозидов впервые показаны статьями Carter et al., 1965; Norton, Autilio, 1966; Curatolo, 1987; Svennerholm, et al., 1992. Учение о рецептивной функции ганглиозидов разработано советскими учеными В. И. Ефременко, Н. И. Нарбутовичем и Н. Ф. Ходовым (1987).

Результаты работ, посвященных современным вопросам структурно-функциональной значимости ганглиозидов, отражены в публикациях Branson, 2012; Ochi et al., 2012; Buttermore et al., 2013; Pan, et al., 2013 и др. Антигенные свойства ганглиозидов демонстрируют работы Vázquez et al., 2012. Белково-липидные взаимоотношения ганглиозидов в составе миелиновой оболочки в норме и при патологии (меланома, рассеянный склероз и др. заболевания человека) отображены в работах Alfonso et al., 2003; Gourraud et al., 2013.

Выделение не решенных ранее частей общей проблемы. Как было описано выше, в современных украинских изданиях отсутствуют обобщенные данные о структуре, физико-химических и функциональных свойствах ганглиозидов. Более ранние работы также недостаточно аргументированы в отношении этой проблемы.

Другая сторона – не раскрыты основные положения современной классификации и номенклатуры ганглиозидов. Не актуализирована роль моносиалоганглиозидов GM1 в регуляции жизненно важных процессов нервной системы высших животных и человека.

Цель статьи. Главная цель работы – обобщить литературные данные, направленные на изучение вопросов номенклатуры, структуры, свойств, локализации та функций ганглиозидов.

Перед авторами стояла задача обосновать информацию о роли ганглиозидов в рецепции нейромедиаторов и различных экзогенных агентов; оценить молекулярную и биологическую роль моносиалоганглиозидов GM1 и других ганглиозидов в процессах восстановления нервной системы после травм и других повреждений мозга.

Изложение основного материала. Номенклатура и классификация ганглиозидов. При исследовании молекулярной структуры ганглиозидов возникает необходимость в разработке их номенклатуры и классификации по некоторым признакам. Основным фактором, положенным в основу классификации, служит длина и строение углеводной (олигосахаридной) цепи [2, с. 569; 3, с. 242].

Среди ученых нет единогласного мнения касательно номенклатуры ганглиозидов. Но при этом часто используют классификацию, предложенную шведским ученым Л. Свеннерхольмом.

В соответствии с основными положениями классификации для характеристики каждого ганглиозидов учитывается количество остатков сиаловой кислоты в составе молекулы, приходящееся на один остаток сахара (сахаридом в молекуле ганглиозидов именуется комплекс, состоящий из молекулы двухатомного спирта сфингозина и остатка насыщенной, реже – ненасыщенной, жирной кислоты). Поэтому все ганглиозиды по количеству молекул сиаловой (N-ацетилнейраминовой) кислоты подразделяются на моно-, ди-, три-, тетра-, и пента-сиалоганглиозиды [12, с. 1–3].

Позднее Свеннерхольм внес ряд дополнений в сформулированную им классификацию ганглиозидов. Он предложил обозначать ганглиозиды латинской буквой G; подстрочными буквами M, D, T, Q и P – число молекул N-ацетилнейраминовой кис-

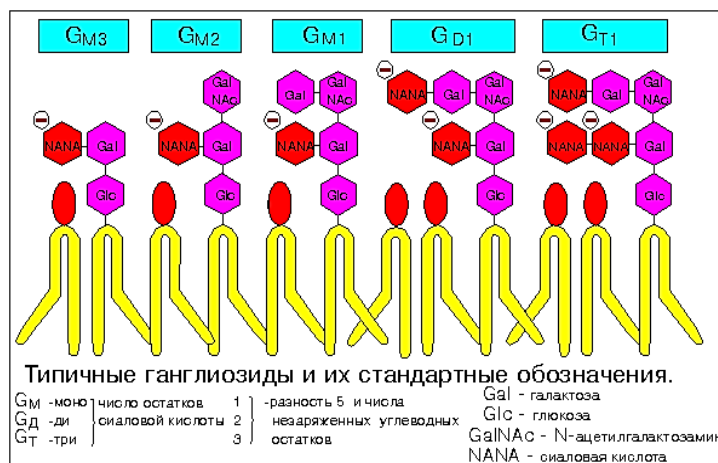


Рис. 1. Элементы классификации типичных ганглиозидов для нервной ткани ганглиозидов

Источник: разработано авторами по данным [12]

лоты (M – один, D – два, T – три, Q – четыре и P – пять), которое входит в состав олигосахаридных цепей; цифрой 1 – основную нейтральную тетрасахаридную цепь состава «глюкоза–галактоза–N-ацетилгалактозамин–галактоза»; цифрой 2 – олигосахаридную последовательность без терминального остатка галактозы; цифрой 3 – цепь, не содержащую в своем составе терминальной галактозы и заканчивающуюся N-ацетилгалактозамином; цифрой 4 – цепь с единственным углеводом; буквами «a», «b» и «c» – число молекул N-ацетилнейраминавой кислоты (a – одна, b – две и c – три молекулы), связанных с остатками центральной галактозы.

Для обозначения остатков галактозы, глюкозы, N-ацетилгалактозамина, N-ацетилнейраминавой кислоты и церамидной части ганглиозидов используются латинские буквосочетания Gal, Glc, GalNAc, NeuAc, NeuGc (NANA) та Cer соответственно (рис. 1) [12, с. 1–3].

В настоящее время Международной комиссией IUPAC была предложена новая система для обозначения ганглиозидов, в которой учитывается структура олигосахаридной цепи, число молекул N-ацетил- или N-гликолилнейраминавых кислот, место и способ их присоединения к олигосахаридной цепи. N-ацетилнейраминавая кислота получила обозначается как NeuAc, гликолилнейраминавая – NeuGc, римские цифры I, II, III и IV указывают номер сахаридного остатка, считая от места присоединения к церамиду, к которому присоединена нейраминавая кислота. Арабская цифра снизу обозначает атом углерода сахаридного остатка, к которому присоединяется гликозидной связью нейраминавая кислота. Структура трисахарида обозначается как GgOse3, структура тетрасахарида – GgOse4. Структуру ганглиозида, в состав которого входит тетрасахарид, можно записать в виде следующего обозначения: GgOse4Cer. Другой пример – структура моносиалотетрагексозилганглиозида будет иметь вид: II NeuAc – GgOse4 Cer.

Структура. Ганглиозиды являются наиболее сложными представителями гликофинголипидов. Термин «ганглиозиды» часто используется как общее название гликофинголипидов, включающих в свой состав остатки сиаловых кислот. Термин впервые предложен Эрнестом Кленком в конце 1930-х годов [4, с. 2523–2524]. Ганглиозиды содержат гидрофобную церамидную часть и гидрофильную, богатую заряженными группами сиаловых кислот, олигосахаридную часть. Структура типичного ганглиозида приведена на рис. 2 [9, с. 234–235; 13, с. 125].

Ганглиозиды имеют в конечном положении олигосахаридных цепей один или несколько остатков N-ацетилнейраминавой (сиаловой или лактаминавой) кислоты, которая несет при pH 7,0 отрицательный заряд [15, с. 485–486].

Отрицательный заряд обусловлен диссоциацией карбоксильной группы, которая при этом переходит в депротонированную форму. Показано, что нейраминавая (сиаловая) кислота (5-амино, 3,5-дидезокси-D-глицеро-D-галактононулозоновая кислота) представляет собой производное моносахарида – нулозы, которая имеет во втором положении кетогруппу и карбоксильную группу в первом положении. Нейраминавая кислота существует в открытой и циклической формах, однако в состав ганглиозидов входит только в виде циклической формы (пиранозного кольца) [6, с. 869; 9, с. 237; 11, с. 147].

N-ацетилнейраминавая кислота присутствует во всех органах и тканях в виде N-ацильных

и O-ацильных производных. Среди N-ацильных производных встречаются также N-гликолильные конъюгаты, в которых к аминогруппе присоединен остаток гликолилевой кислоты (CH₂(OH)COOH).

При действии изозимами N-ацетил- или N-гликолилнейраминидаз или разбавленными растворами неорганических кислот остаток нейраминавой кислоты отщепляется от молекул ганглиозидов, при этом физико-химические и биологические свойства последних могут необратимо изменяться [2, с. 570; 6, с. 871; 12, с. 6].

Свойства. Свойства ганглиозидов изучены благодаря применению методов дифференциального центрифугирования, зонального и диск-электрофореза, адсорбционной и гидрофобной хроматографии, масс-спектрометрии и др., проведенным с использованием гомогенатов головного мозга лабораторных животных (в частности, белых беспородных крыс линии Wistar). Тем не менее, каждый метод, взятый по отдельности, способен лишь частично продемонстрировать свойства разных типов ганглиозидов [2, с. 571; 16, с. 456].

Показано, что типичной особенностью ганглиозидов как липидных соединений, является их способность растворяться в неполярных растворителях, например, в бензоле, диэтиловом эфире или хлороформе. Однако благодаря наличию полярного углеводного участка молекулы они могут растворяться и в воде [6, с. 868].

Более или менее подробно выяснены некоторые физические свойства ганглиозидов. К примеру, гематозид, локализованный в плазматических мембранах нейронов млекопитающих, имеет высокую температуру фазового перехода из кристаллического в жидкое агрегатное состояние (плавления). При оптимальной температуре тела млекопитающих это свойство проявляется в виде высокой жесткости ацильных цепей ненасыщенной жирной кислоты, входящей в состав гематозида. Такое простое наблюдение дает основание утверждать, что ганглиозиды нужны для стабилизации тех клеточных мембран, в состав которых они входят в больших количествах [7, с. 138–139].

Известно также и много других особенностей ганглиозидов. Например, при воздействии высоких температур на состояние молекул ганглиозидов влияют длина цепи ацильного остатка, степень его ненасыщенности (количество двойных связей) и процессы гидроксильирования (гидроксильрование – основной механизм модификации ганглиозидов, катализируемый специфическими ганглиозид-O-гидроксилазами) [16, с. 461]. Эти факторы снижают температуру плавления ганглиозидов. Однако все аспекты такого температурно-фазового перехода остаются еще не до конца изученными [3, с. 242; 6, с. 871; 17, с. 171–172].

Молекулярная организация ганглиозидов в пре- и постсинаптической мембране нервных окончаний

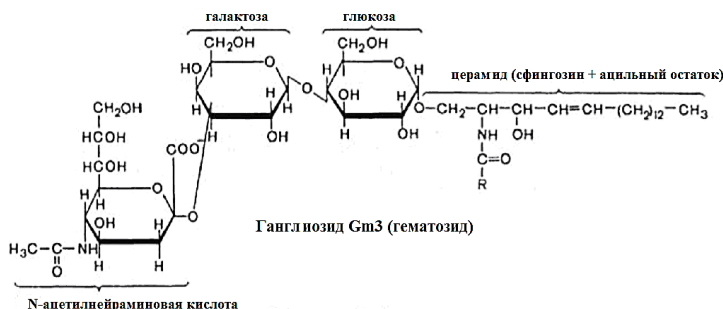


Рис. 2. Структурная формула ганглиозида G_{M3} (гематозида)
 Источник: разработано авторами по данным [9], [12] и [13]

очень динамична, что создает, с одной стороны, некую локальную неустойчивость мембраны, а с другой – поддерживает ее целостность. В отличие от фосфолипидов, ганглиозиды не способны к молекулярному движению типа «флип-флоп» («флип-пер-поворот»), однако им свойственна латеральная диффузия. Несмотря на большую подвижность ганглиозидов, они не вносят хаотичность в распределение компонентов синаптических мембран [7, с. 145; 8, с. 110]. Это достигается, во-первых, образованием горизонтальных сшивок между олигосахаридными цепочками гликопротеинов и гликолипидов, что приводит к образованию устойчивого полимерного комплекса ганглиозидов с вышеупомянутыми молекулами. Во-вторых, ганглиозиды и гликопротеины могут соединяться между собой с помощью периферических гликозаминогликанов, которые, как правило, не закреплены в интегральной зоне мембраны и взаимодействуют с ганглиозидно-гликопротеиновыми комплексами с помощью ионных или водородных связей. В-третьих, ограничение латерального движения ганглиозидов достигается благодаря расположению последних в определенных областях синаптических мембран с повышенной вязкостью [5, с. 1016].

Каждая молекула ганглиозида несет отрицательный заряд, обусловленный карбоксильной группой сиаловой кислоты [6, с. 869]. На 1 г ткани мозга приходится не менее 1,3 единиц анионных групп ганглиозидов. Число анионных групп, и, следовательно, уровень отрицательного заряда – объект регуляции конформационных свойств ганглиозидов. Как было описано выше, наиболее распространенным носителем отрицательного заряда среди сиаловых кислот служит N-ацетилнейраминавая кислота, количество которой в молекулах ганглиозидов может широко варьировать в результате химических реакций сиапирования-десиапирования олигосахаридных цепей. В этом процессе особая роль принадлежит ферментам – нейраминидазам класса А, В и сиалотрансферазам [2, с. 570; 4, с. 2526; 7, с. 158]. С помощью энзимов осуществляется строгая детерминация числа молекул кислоты и путем реакций сиапирования-десиапирования изменяется электрический градиент отрицательного заряда поверхности синаптических мембран.

Существенное влияние на поверхностный заряд ганглиозидов в мембране осуществляет пространственная конфигурация нейраминавой кислоты и близлежащих моносахаридных остатков, например, N-ацетилгалактозамина [8, с. 140; 9, с. 239]. Последний препятствует легкому отщеплению кислоты от галактозного остатка под действием вышеуказанных ферментов. В силу этого гликозидный кислород нейраминавой кислоты и N-ацетилгалактозамина вместе с соседними атомами углерода образуют так называемую «кислородную клетку» [7, с. 152]. Такая конфигурация атомов вокруг гликозидной связи снижает интенсивность ферментативного гидролиза сиаловой кислоты и способствует сохранению отрицательного заряда молекулы. При этом карбоксильные группы ганглиозидов электростатически взаимодействуют с ионами кальция [13, с. 124].

Локализация. Ганглиозиды – специфические гликофинголипиды, расположенные на внешней стороне плазматической мембраны нервных и других клеток организма. В высоких концентрациях ганглиозиды находятся на постсинаптической мембране синапсов и могут входить в состав рецепторов для специфических медиаторов. Интересной особенностью ганглиозидов является то, что в их составе не встречаются гидроксикислоты, кетокислоты и разветвленные жирные кислоты [15, с. 485–487].

Несмотря на высокую концентрацию ганглиозидов в некоторых отделах головного мозга, в целом суммарное содержание их невысокое. Они обнаружены практически в большинстве субклеточных образований ЦНС [5, с. 1018]. Содержание ганглиозидов в миелиновой оболочке составляет 28,5% от общего количества липидов, в нервных окончаниях – свыше 67%. Низкое содержание ганглиозидов наблюдается в мембранах митохондрий сомы нейронов – около 5% от общего количества мембранных митохондриальных липидов [1, с. 202; 6, с. 870].

Основным местом локализации ганглиозидов являются синаптические мембраны, которые составляют примерно 6% от сухой массы мозга, при этом имеет место корреляция между степенью синтеза ганглиозидов и интенсивностью синаптогенеза при формировании мембран [7, с. 155]. Использование специальных методологических и молекулярных инструментов (методы ограниченного протеолиза и мягкой гомогенизации) показало, что ганглиозиды расположены на внешней стороне пре- и постсинаптических мембран, которые принимают непосредственное участие в передаче нервного импульса [1, с. 202].

Современные исследования выявили следующую закономерность: чем большее количество ганглиозидов присутствует в составе плазматической мембраны данного нейрона, тем более асимметричной является мембрана. Показано наличие в составе плазматической мембраны нейронов коры больших полушарий более 50 молекул ганглиозидов, различающихся между собой по химическому составу олигосахаридных цепей и физико-химическим свойствам [7, с. 142; 14, с. 215].

Функции и роль ганглиозидов в процессах восстановления нервной системы. Основные функции ганглиозидов детально рассмотрены авторами в данной статье. Показана роль ганглиозидов в модуляции рецепторных функций.

Диапазон рецепторных свойств ганглиозидов широк: они связывают токсины, вирусы, нейротрансмиттеры и гормоноподобные вещества [1, с. 202]. Существуют данные о том, что ганглиозиды модулируют действие факторов роста клеток и участвуют в рецепции интерферона. Из всего множества различных ганглиозидов только для девяти строго доказана специфичность связывания определенных лигандов. Такая высокая специфичность связывания характерна при взаимодействии ганглиозидов с холерным токсином, дофамином и тиреотропным гормоном [9, с. 236].

Моно-, ди-, три-, тетра и пентасиалоганглиозиды – компоненты рецепторных комплексов для токсинов, вирусов и гормонов [1, с. 202; 3, с. 244]. К примеру, в составе серотониновых 5-HT-рецепторов найдены ганглиозиды G_{DE2} и G_{D3} , которые в эквимольных количествах могут связываться с серотонином [10, с. 327–328]. Другой пример – моносиалоганглиозид G_{M1} , выступающий рецептором холерного токсина, запускающего аденилатциклазный механизм клеточного ответа. Холерный токсин сорбируется на поверхности тех клеток, которые имеют в составе плазматической мембраны G_{M1} . Чаще всего в этой роли выступают энтероциты кишечника [1, с. 202; 7, с. 140].

Процесс связывания бактериальных токсинов не является основной функцией ганглиозидов. Они функционируют в качестве рецепторов для нейротрансмиттеров, обеспечивающих химическую связь между различными клетками организма.

Помимо рецепторной функции, ганглиозиды оказывают влияние на созревание и дифференцировку многих типов клеток. Участвуя в дифферен-

цировке нейронов, ганглиозиды индуцируют морфологические изменения данных клеток, проявляя нейротрогенный эффект [10, с. 326]. Показано, что при инъекции препаратов G_{M1}, три- и тетраасialogанглиозидов в брюшную полость крыс с индуцированным гипоксически-ишемическим поражением головного мозга (hypoxic-ischemic brain damage) наблюдается положительный терапевтический эффект: повышается количество нервных отростков (в пересчете на одну клетку), степень ветвления дендритов, и структурная целостность миелиновой оболочки аксонов. При этом моноасialogанглиозид G_{M1} вызывает лишь увеличение аксональной длины, а три- и тетраасialogанглиозиды в тех же концентрациях регулируют все остальные эффекты, а также усиливают процессы клеточной пролиферации нейробластов [13, с. 124].

Ганглиозиды *in vivo* обладают уникальными свойствами: при введении в организм подкожно, внутримышечно или интраперитонеально они относительно длительное время сохраняются в кровяном русле, не обладая токсическим эффектом. В небольших количествах проникают через гематоэнцефалический барьер и встраиваются в нейрональные мембраны [5, с. 1020]. Доказана способность ганглиозидов восстанавливать поврежденные при травмах головного и спинного мозга аксоны [3, с. 243; 7, с. 146; 8, с. 111].

В настоящее время еще недостаточно изучена молекулярная и биологическая роль моноасialogанглиозидов G_{M1} в вышеупомянутых процессах. Но доподлинно известно, что последний при введении *in vivo*:

- восстанавливает нейрохимические параметры дофаминэргических нейронов после нарушения системы передачи нервного импульса;
- усиливает захват дофамина и повышает ферментативную активность тирозингидроксилазы;

- восстанавливает нейрохимические характеристики мозга при частичной холинергической и глутаматергической деафферентации гиппокампа, увеличивает активность ферментов метаболизма ацетилхолина – холинацетилтрансферазы и ацетилхолинэстеразы;

- восстанавливает процессы быстрого захвата холина в коре больших полушарий после нарушения функции ядер больших полушарий головного мозга;

- нормализует дисбаланс между функциональной активностью дофамин- и серотонинэргических нейронов, вызванный введением апоморфина;

- оказывает стимулирующий эффект и защитное действие против вторичной дегенерации серотонин- и норадренергических нейронов, вызванной различными нейротоксинами;

- уменьшает церебральный отек и восстанавливает ионный баланс после черепно-мозговой травмы;

- способствует регенерации зрительного нерва после его перерезки [9, с. 235; 11, с. 148; 14, с. 220].

Выводы и предложения. Ганглиозиды вносят существенный вклад в функционирование плазматических мембран нервных и других клеток организма. Их молекулы несут многочисленные отрицательные заряды, образуя поверхностный анионный слой с выраженным сродством к катионам. Сочетание чрезвычайной структурной пластичности с лабильной электрогенностью и способностью к рецепции других молекул делает эти уникальные соединения участниками проведения нервного импульса нейронами и регуляцией этого процесса.

Нужно учитывать, что комплексное изучение ганглиозидов – это весомый шаг в исследовании механизмов клеточной рецепции и передачи нервного импульса, что важно при скрининге, диагностике, лечении нейродегенеративных, инфекционных, аутоиммунных и других заболеваний человека.

Список литературы:

1. Ефременко В. И. Ганглиозиды – рецепторы бактериальных токсинов и других биологически активных веществ / В. И. Ефременко, Н. И. Нарбутович, Н. Ф. Ходова и др. // Аннотированный библиографический указатель отечественной и зарубежной литературы 1976–1986 гг. – Волгоград: Б. и., 1988. – С. 202.
2. A genome-wide association study of brain lesion distribution in multiple sclerosis / P. A. Gourraud, M. Sdika, P. Khankhanian [et al.] // Brain – 2013. – Vol. 136. – № 2. – P. 568–574.
3. A mouse IgG1 monoclonal antibody specific for N-glycolyl G_{M3} ganglioside recognized breast and melanoma tumors / A. Carr, A. Mullet, Z. Mazorra [et al.] // Hybridoma. – 2000. – № 19. – P. 241–247.
4. An anti-idiotypic vaccine elicits a specific response to N-glycolyl sialic acid residues of glycoconjugates in melanoma patients / M. Alfonso, A. Diaz, A. M. Hernandez [et al.] // J. Immunol. – 2002. – № 168. – P. 2523–2529.
5. Buttermore E. D. Organization and maintenance of molecular domains in myelinated axons / E. D. Buttermore, C. L. Thaxton, M. A. Bhat // J. Neurosci. Res. – 2013. – № 123. – P. 1015–1021.
6. Branson T. R. Bacterial toxin inhibitors based on multivalent scaffolds / T. R. Branson, W. B. Turnbull // Chem. Soc. Rev. – 2012, № 23. – P. 867–872.
7. Curatolo W. Glycolipid function / William Curatolo // Biochimica et Biophysica Acta. – 1987. – № 906. – P. 137–160.
8. Carter H. E. GLYCOLIPIDS / H. E. Carter, P. Johnson, E. J. Weber // Annu. Rev. Biochem. – 1965. – № 34. – P. 109–142.
9. Fabry nephropathy: indications for screening and guidance for diagnosis and treatment by the European Renal Best Practice / W. Terry, P. Cochat, R. Froissart [et al.] // Nephrol. Dial. Transplant. – 2012. – № 11. – P. 234–40.
10. GDE2 promotes neurogenesis by glycosylphosphatidylinositol-anchor cleavage of RECK / S. Park, C. Lee, P. Sabharwal [et al.] // Science. – 2013. – Vol. 339. – № 6117. – P. 324–328.
11. Induction of cellular immunity by anti-idiotypic antibodies mimicking GD2 ganglioside / S. Basak, B. Birebent, E. Purev [et al.] // Cancer Immunol. Immunother. – 2003. – № 52. – P. 145–154.
12. Membrane lipids of human peripheral nerve and spinal cord / L. Svennerholm, K. Bostrom, P. Fredman [et al.] // Biochim. Biophys. Acta. – 1992. – Vol. 10. – № 1128. – P. 1–7.
13. MYADM controls endothelial barrier function through ERM-dependent regulation of ICAM-1 expression / J. F. Aranda, N. Reglero-Real, B. Marcos-Ramiro [et al.] // Mol. Biol. Cell. – 2012. – № 12. – P. 123–127.
14. Norton W. T. The lipid composition of purified bovine brain myelin / W. T. Norton, L. A. Autilio // J. Neurochem. – 1966. – № 13. – P. 213–222.
15. Pan X. L. Mechanism of the Glycosylation Step Catalyzed by Human α -Galactosidase: A QM/MM Metadynamics Study / X. L. Pan, W. Liu, J. Y. Liu // J. Phys. Chem. – 2013. – Vol. 117. – № 2. – P. 484–489.
16. Supramolecular hydrogels based on bola-amphiphilic glycolipids showing color change in response to glycosidases / R. Ochi, K. Kurotani, M. Ikeda [et al.] // Chem. Commun. (Camb). – 2012. – № 12. – P. 455–467.
17. Vázquez A. M. Anti-ganglioside anti-idiotypic vaccination: more than molecular mimicry / A. M. Vázquez, N. Rodríguez-Zhurbenko, A. M. Lipez // Front. Oncol. – 2012. – № 2. – P. 170–176.

Жданкін А.С., Ушакова Г.О.

Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ГАНГЛІОЗИДІВ

Анотація

Стаття присвячена питанням номенклатури, структури, властивостей, локалізації та функцій гангліозидів. Розглянуто класифікацію гангліозидів за Свеннерхольмом та номенклатуру IUPAC. Охарактеризовано структуру гангліозидів та сіалової кислоти, що входить до їх складу. Узагальнено дані про фізико-хімічні властивості, молекулярну організацію та локалізацію гангліозидів. Наведено дані щодо рецептивної функції гангліозидів та їх ролі у процесах розвитку та диференціації клітин.

Ключові слова: гангліозиди, класифікація Свеннерхольма, сіалова кислота, гематозид, моносіалогангліозид G_{M1} , рецептивна функція.

Zhdankin A.Ye., Ushakova G.O.

Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL CHARACTERISTIC OF GANGLIOSIDES

Summary

The article deals with the nomenclature, structure, properties, location and function of gangliosides. The Svennerholm's ganglioside classification and nomenclature IUPAC were considered. Structure of gangliosides and sialic acid, which they are composed, was characterized. The physical and chemical properties of the molecular organization and location of gangliosides were summarized. The data on the receptive function of gangliosides and their role in the development and differentiation of cells are shown.

Keywords: gangliosides, Svennerholm's classification, sialic acid, gemathoside, monosialoganglioside G_{M1} , receptive function.

УДК 612.858.78

РІВЕНЬ ОСОБИСТІСНОЇ ТА СИТУАТИВНОЇ ТРИВОЖНОСТІ СТУДЕНТІВ З РІЗНИМ ТИПОМ ВИЩОЇ НЕРВОВОЇ ДІЯЛЬНОСТІ У СТРЕСОВИХ СИТУАЦІЯХ

Орел К.В., Дрегваль І.В.

Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара

У статті розглянуто теоретичні питання з впливу тривожності на студентів. Досліджено вплив стресових ситуацій на фізіологічні показники. Встановлено вплив стресових ситуацій на рівні особистісної та ситуативної тривожності студентів. Зроблено аналіз рівнів тривожності студентів I, II та V курсів в залежності від типу вищої нервової діяльності.

Ключові слова: тривожність, рівень тривожності, ситуативна тривожність, особова тривожність, типи вищих нервових процесів, темперамент, стрес.

Постановка проблеми. У наш час однією із найбільш поширених форм прояву підвищеного емоційного стану є тривожність. Відчуття тривоги у студентів неминуче супроводжує всі види діяльності. Крім того, активна пізнавальна діяльність студентів не може не супроводжуватися тривогою. Відомо, що відчуття тривожності впливає на нервову, серцево-судинну і імунну системи студентів. За даними російських авторів в період екзаменаційної сесії у студентів відзначається зростання рівня м'язового та психоемоційного напруження [1, с. 256; 2, с. 81]. Відомо також, що прояв тривожності у повсякденному житті студентів не однозначний, оскільки в певній ситуації кожен може проявити себе як інтровертний тип, відокремившись межею від зовнішнього світу, і як екстравертний тип – прагнути до активних дій, перетворювати світ [4, с. 10-16]. Тому метою дослідження стало вивчення рівня особистісної та ситуативної тривожності студентів з різним типом вищої нервової діяльності у стресових ситуаціях.

Аналіз останніх досліджень і публікацій. Початковий період навчання у вузі дуже важливий для

особистісного та професійного становлення майбутнього фахівця. Багато вчених і педагогів приділяють особливу увагу проблемам входження студентів в освітнє середовище вузу та адаптації в ній.

Проблему адаптації людини в біології і фізіології розглядають такі вчені, як П.К. Анохін, І.П. Павлов, Г. Сельє, І.М. Сеченов та ін. Проблеми адаптації в педагогіці знайшли відображення в роботах В.М. Дугінца, В.В. Лагерєва, Л.А. Носовий, М.Ф. Фатхулліна та ін. Психологічні аспекти адаптації людини до різних умов середовища розроблялися Б.Г. Ананьєвим, В.В. Антиповим, В.В. Гриценко, Е.Ф. Зеєр, В.В. Константиновим, та ін.

Однак, як показує аналіз наукової літератури, в організації професійної підготовки студентів існує ряд проблем. Одна з них полягає в тому, що навчальний процес здійснюється без урахування специфіки ситуації, яка полягає в адаптації студентів до вузівського навчання. Найтипівіші їх прояви – тривога за нездатність повноцінно включитися в навчальний процес. У науці в даний час накопичений значний фонд знань, необхідних для