

СРЕДНЕЕ
ПРОФЕССИОНАЛЬНОЕ
ОБРАЗОВАНИЕ

Я. С. Шапиро

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХИМИЯ



www.e.lanbook.com



**ЭБС
ЛАНЬ**



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ • МОСКВА • КРАСНОДАР
2020

Я. С. ШАПИРО

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХИМИЯ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

Издание третье, стереотипное



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ • МОСКВА • КРАСНОДАР
2020

УДК 577
ББК 28.072я723

Ш 23 Шапиро Я. С. Биологическая химия : учебное пособие / Я. С. Шапиро. — 3-е изд., стер. — Санкт-Петербург : Лань, 2020. — 312 с. : ил. — (Учебники для вузов. Специальная литература). — Текст : непосредственный.

ISBN 978-5-8114-5241-5

В учебном пособии приведены сведения о роли химических элементов, их органических и неорганических соединений в биологических системах всех уровней — от клетки до биоценоза. С привлечением большого фактического материала дан обзор структуры и превращений биоорганических соединений (белков, углеводов, липидов, нуклеиновых кислот, ферментов, гормонов и др.), лежащих в основе жизнедеятельности организмов, представляющих все царства природы.

Значительное место в книге отведено использованию достижений биологической химии в научных исследованиях, в медицине, промышленности и сельском хозяйстве. Теоретические разделы учебного пособия дополнены практикумом, в котором приведено описание методов исследования структуры и функций биоорганических соединений. Примерная программа элективного курса, содержащаяся в пособии, может быть использована в системе профильного и дополнительного образования.

Пособие предназначено для студентов СПО, обучающихся по направлениям подготовки «Агрономия», «Технология производства и переработки сельскохозяйственной продукции», «Зоотехния», «Ветеринария», «Обработка водных биоресурсов», «Ихтиология и рыбоводство», «Пчеловодство», «Биохимическое производство», а также учащихся старших классов с углубленным изучением химии и биологии, преподавателей и учителей.

УДК 577
ББК 28.072я723

Рецензент

О. П. КОРЬЯКОВ — кандидат химических наук,
зав. кафедрой химии Санкт-Петербургского государственного
аграрного университета.

Обложка

Е. А. ВЛАСОВА

© Издательство «Лань», 2020
© Я. С. Шапиро, 2020
© Издательство «Лань»,
художественное оформление, 2020

ВВЕДЕНИЕ

Биологическая химия — это наука о молекулярной сущности живой материи. Она изучает химическую природу соединений, входящих в состав живых организмов, их превращения, а также связь этих превращений с деятельностью клеток, органов, тканей и организма в целом. Главной задачей биохимии является установление связи между молекулярной структурой и биологической функцией химических компонентов живых организмов. Возникновению биохимии как науки о химии жизни предшествовало бурное развитие органической химии в конце XIX в. Биохимия отличается от органической химии тем, что исследует только те химические соединения и процессы, которые имеют место в живых организмах.

Биологическая химия приобретает все большее основополагающее значение в биологии, так как проникновение в сущность жизненных явлений, управление жизнедеятельностью организма человека, животного, растения или микроорганизма, а также экологических систем различных уровней достигается только на основе раскрытия всего многообразия строения, свойств и превращений химических соединений, из которых состоит все живое.

В настоящее время достижения биологической химии являются фундаментом для решения многих теоретических вопросов в биологии, а также актуальных проблем медицины, животноводства, растениеводства, биотехнологии, экологии и других отраслей науки и производства.

Формирование системных знаний о строении химических соединений и их превращениях, лежащих в основе жизнедеятельности организма, понимание единства и многообразия процессов обмена веществ — важнейшего свойства всего живого, познание химических основ жизни — все это важные этапы на пути к овладению в будущем многими нужными профессиями. Биологическая химия необходима врачу и ветеринару, генетику и биотехнологу, агроному и животноводу, экологу, педагогу и многим другим ученым и специалистам, а необходимость для будущего специалиста интеграции знаний в области биологии и химии очевидна, поскольку глубокое изучение этих двух фундаментальных естественнонаучных дисциплин базируется на их взаимном проникновении и обогащении.

Еще на заре становления биологии и химии наиболее прозорливые ученые прошлого предвосхитили закономерный и исключительно плодотворный союз этих фундаментальных наук. На рубеже XV–XVI вв. швейцарский врач и химик Парацельс (Теофраст Бомбаст фон Гогенгейм) провозгласил, что все жизненные процессы основаны на химии. Он считал, что все живые существа содержат общие химические соединения, а все болезни объяснял нарушением равновесия этих соединений в органах животных и человека. Последующее развитие науки в принципе подтвердило справедливость этого важного обобщения.

Выдающийся русский ученый, лауреат Нобелевской премии Иван Петрович Павлов ставил одной из основных задач биологии выяснение химических основ жизни. В своих лекциях (1912–1913) он утверждал: *«Вся жизнь организма может быть сведена к разнообразным превращениям введенного вещества, к химическим и другим реакциям»*. Тем самым наш знаменитый соотечественник подчеркивал роль химического метода в исследовании биологических систем.

Разумеется, жизнь во всех ее замечательных и многообразных проявлениях нельзя сводить исключительно к химическим реакциям, поскольку жизнь — это качественно иная, более высокоорганизованная форма движения материи по сравнению с неживой природой. Вместе с тем практически все выдающиеся достижения биологии последних десятилетий были основаны на глубоком проникновении ученых в химизм биологических процессов.

Действительно, механизмы наследственности были раскрыты лишь после того, как ученые-биохимики оценили важность химического взаимодействия между нуклеотидами — структурными единицами ДНК и РНК. Раскрытие тайны генетического кода стало возможным лишь в результате глубокого исследования строения и химизма синтеза нуклеиновых кислот и белков. Познание механизмов иммунитета организма к инфекционным болезням было бы невозможным без исследований, проведенных на молекулярном уровне.

Вот почему молекулярная биология — одно из направлений биологической химии — переживает сегодня стремительное развитие. Плодами этого развития на рубеже XX–XXI вв. стали новейшие направления биотехнологии — генетическая инженерия и белковая инженерия — науки, которые все решительнее вторгаются во многие области нашей жизни.

Растениеводство и животноводство, медицина и ветеринария, биотехнология и экологическая безопасность, а также многие другие области деятельности человека во многом основаны на достижениях биологической химии. Отражением этой связи стало появление таких самостоятельных разделов современной биохимии, как биохимия растений, биохимия животных, биохимия микроорганизмов, медицинская биохимия, ветеринарная биохимия, экологическая биохимия и др.

Разделы биохимии. Биологическая химия охватывает обширную сферу знания и в связи с огромным объемом фактического материала и теоретических построений делится на ряд разделов, каждый из которых в настоящее время приобретает самостоятельное значение. Различные подходы к исследованию биологических систем определяет деление биохимии на статическую, динамическую и функциональную. Это деление во многом условно и не только не нарушает целостности биохимии как науки, но, напротив, обогащает ее путем взаимного проникновения, интеграции этих ее разделов.

Статическая биохимия исследует химический состав организмов — качественный состав и количественное содержание в биологических объектах различных соединений (белков, аминокислот, нуклеиновых кислот, нуклеотидов, углеводов и их производных, липидов, витаминов, гормонов и др.). Соответственно выделяют такие направления статической биохимии, как биохимия белков, биохимия углеводов, биохимия витаминов и т. д. **Динамическая биохимия** изучает превращения химических соединений и преобразование энергии, протекающие в процессе обмена веществ в организмах. **Функциональная биохимия** изучает те пути превращения молекул и механизмы происходящих между ними реакций, которые лежат в основе функционирования организма, отдельных его органов, тканей, клеток и субклеточных структур.

В зависимости от объекта или направления исследования выделяют следующие основные разделы биохимии.

Общая биохимия исследует общие для всей живой материи закономерности строения, содержания и преобразования химических соединений в процессе жиз-

недеятельности организмов. **Биохимия животных** изучает состав животных организмов и обмен в них веществ и энергии, а **биохимия растений** и **биохимия микроорганизмов** — те же вопросы относительно растений или микроорганизмов.

Медицинская биохимия исследует состав и превращение веществ и энергии в организме человека в норме и при патологических процессах, **ветеринарная биохимия** — те же вопросы относительно животных, а **радиационная биохимия** — относительно организмов при действии на них ионизирующих излучений.

Сравнительная биохимия сопоставляет состав и пути видоизменения веществ у организмов различных систематических групп, в том числе в процессе их филогенеза (эволюционная биохимия). **Техническая биохимия** исследует состав и превращения органических продуктов в процессе их производства и хранения, а также разрабатывает способы применения биохимических процессов в промышленности.

Экологическая биохимия (биохимическая экология) исследует роль соединений, являющихся посредниками в экологических отношениях между организмами, а также между организмами и средой их обитания. **Космическая биохимия** исследует биохимические вопросы, связанные с освоением человечеством космического пространства. В зависимости от объекта и методологии исследования выделяют также **биоорганическую химию**, **бионеорганическую химию** и **квантовую биохимию**.

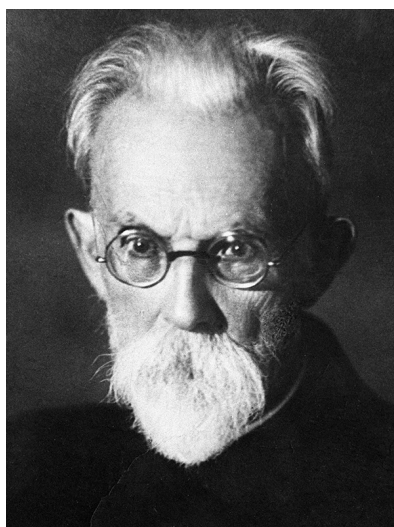
Приведенный далеко не полный обзор разделов современной биохимии дает представление о ее теоретическом и практическом значении. Проникновение в сущность жизненных явлений, управление жизнедеятельностью организма человека, продуктивностью растений, животных и микроорганизмов — эти и многие другие задачи могут быть успешно решены лишь на основе исследования строения, свойств и превращений химических соединений, составляющих живую материю.

Раздел 1

ХИМИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ В БИОСФЕРЕ ЗЕМЛИ

ГЛАВА 1. УЧЕНИЕ О БИОСФЕРЕ

Системное учение о биосфере разработано нашим выдающимся соотечественником Владимиром Ивановичем Вернадским в первой половине прошлого столетия. Основные идеи В. И. Вернадского о биосфере были сформулированы в книге «Биосфера», состоящей из двух очерков — «Биосфера и космос» и «Область жизни», а также в монографии «Химическое строение биосферы Земли и ее окружения». В. И. Вернадский определил пространство, охватываемое биосферой Земли, как область существования живого вещества, в которой сосредоточена жизнь и осуществляется постоянное взаимодействие всего живого с неорганической природой (абиотическими факторами).



Владимир Иванович Вернадский (1863–1945)

Согласно современным представлениями, область жизни ограничена высотой (до 6 км над уровнем моря), до которой сохраняются положительные температуры в атмосфере и могут жить хлорофиллоносные растения; выше живые организмы попадают случайно. Нижний предел активной жизни ограничивают дном океана (около 11 км) и изотермой 100° в литосфере. Таким образом, вертикальная мощность биосферы в океанической области Земли достигает около 17 км, в сухопутной — 12 км, то есть охватывает гидросферу до максимальных глубин океанов, верхнюю часть литосферы и нижнюю часть атмосферы.

В своем учении В. И. Вернадский подчеркивал роль жизни как высшей фазы развития на Земле, которая определяет и подчиняет себе другие планетарные процессы. Он писал о том, что химическое состояние наружной коры нашей планеты — биосферы — всецело находится под влиянием жизни, определяется живыми организмами.

По подсчетам ученых, живое вещество биосферы образует не менее 1800 тыс. видов, общий объем которых составляет 2488 км^3 , или 2423 млрд т. Биомасса растений (фитомасса) в 2,5 раза превышает массу животных (зоомассу), видовое многообразие которых в 6 раз выше, чем разнообразие растительного мира. Если распределить все живые организмы равномерно на поверхности Земли, то они образуют пленку толщиной 5 мм.

Вместе с тем вся масса живого вещества, которое было создано на Земле хотя бы в течение 1 млрд лет (ее оценивают в $2 \cdot 10^{20}$ т), в 10 раз превышает биомассу Земли в сухом веществе ($2,44 \cdot 10^{12}$ т), поэтому можно предполагать, что роль живого вещества в истории нашей планеты не меньше роли геологических процессов. Это давало основание В. И. Вернадскому утверждать, что земная кора представляет собой в основном остатки былых биосфер. Не является исключением даже гранитно-гнейсовый слой Земли, поскольку он сформировался в результате метаморфизма и переплавления пород, которые когда-то возникли под воздействием живого вещества. Лишь магматические породы (базальты и др.) ученый считал глубинными и по своему происхождению не связанными с биосферой.

В учении о биосфере В. И. Вернадский уделял важное место изучению форм нахождения различных химических элементов и их соединений в биосфере, геохимическим циклам, делению живого вещества по источникам питания, особенностям жизни в гидросфере и на суше.

Живое вещество, согласно теории В. И. Вернадского, — это биогеохимический фактор планетарного масштаба, под воздействием которого преобразуется как абиотическая среда, так и сами живые организмы.

Живые организмы превращают космическую лучистую энергию в земную, химическую, и создают бесконечное многообразие химических соединений, лежащее в основе разнообразия всего нашего мира. Своей жизнедеятельностью (дыханием, питанием, обменом веществ), смертью и разложением живые организмы на протяжении сотен миллионов лет порождают глобальный процесс — миграцию химических элементов.

Таким образом, жизнь решающим образом воздействует на распределение, миграцию, концентрацию и рассеяние химических элементов — азота, калия, кальция, кислорода, магния, стронция, углерода, серы, фосфора и других элементов.

Разнообразным проявлением жизни служат многокилометровые толщи известняков, угольные месторождения, железные руды. Эпохи развития жизни (протерозой, палеозой, мезозой, кайнозой) отражают не только формы жизни на Земле и направление ее эволюции, но и геологическую летопись нашей планеты. В учении о биосфере органическое вещество, наряду с энергией радиоактивного распада, рассматривается как носитель свободной энергии. Обнаруживая следы органического вещества в жидкой и твердой оболочках Земли, открывая в осадочных породах остатки белков, аминокислот, жиров и других соединений организмов, существовавших миллионы лет назад, современная геохимия подтверждает, развивает и конкретизирует ключевые положения концепции В. И. Вернадского.

ГЛАВА 2. БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ПРОВИНЦИИ

Выдающиеся отечественные ученые В. И. Вернадский и А. П. Виноградов сформулировали основные положения биогеохимии, согласно которым минеральная среда и организм неразрывно связаны общей историей химических элементов и их соединений. Это означает, что геохимические процессы, непрерывно протекающие в земной коре, и эволюция химического состава организмов являются сопряженными процессами. Поэтому содержание элементов в живом веществе, в общем, пропорционально составу среды обитания организмов с поправкой, разумеется, на биологическую ценность химических элементов и, следовательно, на потребность в них организмов.



Александр Павлович Виноградов (1895–1975)

Например, алюминий, кремний и титан принадлежат к числу наиболее распространенных элементов земной коры, однако в организмах их содержится в 3000–40 000 раз меньше, чем в земной коре, а кобальта и никеля — в 100–400 раз меньше. Напротив, углерод, азот, сера, фосфор и йод, несмотря на очень низкое содержание в земной коре, интенсивно концентрируются в организмах, потому что играют важнейшую роль в явлениях жизни.

Согласно биохимической теории В. И. Вернадского, существует биогенная миграция атомов по цепочке *почва* → *вода* → *пища* → *человек*, в результате которой практически все элементы, окружающие человека, в большей или меньшей степени попадают внутрь организма. Поступление летучих и водорастворимых соединений происходит значительно легче. Нелетучие и нерастворимые в воде соединения предварительно проходят стадию мобилизации с участием различных микроорганизмов. Проникнув в живой организм, химические вещества внедряются в его биохимические циклы.

Миграция химических элементов из почвы и воды в организм животных и растений, а затем в организм человека имеет свои особенности для каждого биогеохимического района и зависит от многих географических условий. Среди них особое внимание отводится почвам. Недостаток или избыток химических элемен-

тов в почвах влияет на все звенья пищевых цепей, приводит к их недостатку или избытку в растительных и животных организмах. Разные типы почв содержат различные концентрации химических элементов, которые поглощаются растениями. Поэтому употребление населением сельскохозяйственной продукции, выращенной на той или иной почве, может сказаться на состоянии здоровья.

Концентрация химических элементов в отдельных видах растений, животных и микроорганизмов обусловлена, с одной стороны, содержанием этих элементов в конкретном регионе, а с другой стороны, биологическими особенностями самих организмов.

Например, повышенное содержание фтора в органах и тканях всех представителей животного мира ученые отмечают в районах современного и бывшего вулканизма в тех местностях, где залегают фторопатиты. В районах никелевых месторождений растения могут накапливать значительные количества никеля, что порой приводит к появлению патологий (уродств).

Для химических элементов установлены их пороговые концентрации — это предельные нижние и верхние концентрации химических элементов в почвах, водах, воздухе, пищевых продуктах, рационах, жидкостях и тканях организмов, в пределах между которыми организм способен регулировать процессы метаболизма. За пределами этих концентраций наблюдается нарушение регулирующих процессов, дисфункции, биохимические изменения обмена веществ, морфологические изменения организмов, *эндемические болезни*. Постоянное существование на какой-либо территории таких заболеваний называют *эндемией* (табл. 1).

Таблица 1

Эндемические болезни человека и домашних животных

Эндемические болезни	Районы распространения	Причины
Эндемический зоб	Азия — отроги Гималаев, Западный Китай, Швейцария и прилегающие страны Центральной Европы, Карпаты, некоторые горные районы США, Эфиопия, горные районы Сибири, Урала, средняя полоса европейской части России	Недостаток йода обуславливает снижение синтеза гормонов щитовидной железы, что вызывает разрастание ее тканей
Уровская болезнь (Кашина — Бека)	Япония, Китай, Монголия, Иркутская область, Прибайкалье, Приангарье	Недостаток кальция и калия и избыток в почве стронция и бария, проявляется в ограничении подвижности суставов, изъязвлении хрящей, деформации костей
Мочекаменная болезнь	Предуралье, Крым, Центрально-Черноземный район	Избыток в воде кальция (жесткость воды)
Анемия	Индия, Шри-Ланка, Филиппины, Малайзия, Таджикистан, юг США,	Недостаток микроэлементов, принимающих участие в образовании красных кровяных телец (марганца, кобальта, меди, железа, никеля, цинка)
Беломышечная болезнь	Урал, Западный Китай	Недостаток в почве селена
Злокачественные опухоли	Словения, Финляндия, Германия, США, Россия (Забайкалье, Урал, европейская часть)	Недостаток в почве селена, избыток титана, урана, циркония, хрома и никеля

На Земле обнаружены области, существенно различающиеся по концентрации в земной коре отдельных химических элементов. Они получили название *биогеохимических провинций*.

Биогеохимическая провинция — это территория, характеризующаяся повышенным или пониженным содержанием одного или нескольких химических элементов в почве или в воде, а также в растительных и животных организмах, обитающих на этой территории.

По источнику поступления основных химических элементов, образующих провинцию, выделяют природные и техногенные биогеохимические провинции. Возникновение природных (естественных) биогеохимических провинций определяется геохимическими условиями почвообразующих пород. Техногенные биогеохимические провинции образуются в регионах со значительной антропогенной нагрузкой. Человечество в процессе своей производственной деятельности выступает как мощный геохимический фактор, изменяющий и перераспределяющий огромные массы химических элементов. Производственная деятельность человека оказывает существенное влияние как на глобальные биогеохимические циклы, так и на биогеохимические процессы небольших территорий.

Природные и техногенные биогеохимические провинции отличаются друг от друга рядом особенностей: продолжительность существования природных аномальных территорий существенно больше, чем техногенных; избыточное поступление химических элементов в пищевую цепь природной провинции происходит преимущественно из подстилающей горной породы, в то время как источники техногенного загрязнения окружающей среды весьма разнообразны. Рассмотрим некоторые из таких областей.

Европа. Недостаток химических элементов в почвах, в кормовых растениях и связанные с ним патологии встречаются среди животных всех европейских стран. Наиболее часто они регистрируются во Франции, Италии, Германии, Венгрии, Чехии, Словакии, Бельгии, Португалии. Например, в европейских странах распространена пастбищная тетания крупного рогатого скота, обусловленная недостатком в пастбищных растениях *кальция*, *фосфора* и *магния*. Нередко на территории европейского континента регистрируются районы, где в кормовых растениях наблюдается недостаток *меди* и *марганца*. Патологии животных совпадают также с географическими районами, где в воде недостаточно *йода*, а также отмечается избыток *железа*.

Азия. В большинстве стран Азии выделяются значительные районы *медной*, *кобальтовой*, *фосфорной*, *кальцевой* недостаточности. В горных и предгорных районах Центральной Азии установлена недостаточность *йода*.

Например, в штате Перак, расположенном в Западной Малайзии, низкое содержание *меди* в печени животных (менее 20 мг% на сухое вещество) сопровождается массовым снижением упитанности животных, а на северо-востоке страны так называемая «мягкая нога» у буйволов и зебу объясняется низким содержанием *фосфора* в крови животных.

Северная Америка. Почвы Северной Америки различаются по содержанию в них минеральных веществ, в том числе микроэлементов. Например, в почвах атлантического побережья США содержится недостаточно *кобальта* и *меди*. В траве здесь содержится этих элементов меньше минимального количества, не-

обходимого для нормального развития сельскохозяйственных животных. В некоторых частях Флориды отмечают недостаток в почве *молибдена* и *фосфора*. Обычно в почвах внутренних возвышенных территорий недостаточно содержание *фосфора*, а почвы береговых и низменных территорий богаче им. Напротив, высокое содержание *меди* в почве встречается во внутренних районах и на возвышенных территориях.

Южная Америка, Африка. В Гайане отмечено недостаточное содержание в кормах *кобальта*, *йода*, *фосфора* и *кальция*; в Парагвае и Чили — *кальция* и *фосфора*.

В этиологии широко распространенных в Южной, Западной и Северной Африке патологий животных ведущую роль играют расстройства минерального баланса в связи с недостаточностью *кальция* и *фосфора* в рационе. Недостаток *фосфора* в кормах животных отмечен в Анголе, Мали, Нигерии, ЮАР и ряде других стран Африки.

Низкорослость скота на равнинах океанического побережья Западной Африки и лесистых районов связана прежде всего с недостатком *кальция* в почве и травянистой растительности.

На основе обзора материалов по содержанию микроэлементов в растениях естественных пастбищ Юго-Западной Африки сделан вывод, что на содержание микроэлементов в местных растениях значительно влияет тип почвы и ее кислотность. В Африке преобладают щелочные почвы, поэтому растения содержат мало *железа*, *меди*, *кобальта*, *магния*, но много *молибдена*. На слабокислых почвах содержание всех микроэлементов выше, чем на сильнокислых. В периоды дождей, имеющих в Африке большое значение для пастбищного животноводства, *фосфора* в траве содержится больше, чем в сухой период года.

Австралия. Недостаточность *кобальта* отмечается во многих районах штата Виктория, в прибрежной полосе Северной территории и на севере Квинсленда отмечается большой дефицит *кальция* и *фосфора*, а в Западной Австралии недостаток селена, уровень которого часто падает ниже критического и составляет 0,03 мг/кг. В почвах Западной Австралии содержится мало *кобальта*, а недостаток *меди* в почве, в кормовых растениях и связанные с этим патологии животных отмечаются в Южной Австралии.

Новая Зеландия. На пастбищах южных, северных районов Северного острова и западных Южного острова трава содержит меньше *магния*, *кальция*, *натрия* и больше *азота* и *калия*, что приводит к проявлению у животных соответствующих патологий. Заболевания приурочены к районам песчаных, пемзовых, илистых и галечных почв Северного и Южного островов. Почвы бухты Гауки, используемые для выпаса овец, бедны *медью* и *кальцием*.

На состав и содержание химических элементов существенное влияние оказывают почвенно-климатические условия, которые определяют характерные особенности природных зон нашей планеты.

Таежно-лесная природная зона отличается повышенной кислотностью почв, их промывным режимом, что приводит к недостатку таких элементов, как *кальций*, *фосфор*, *калий*, *молибден*, *кобальт*, *медь*, *йод*, *бор*, *селен*. Напротив, в этой зоне отмечается избыток *марганца*, *цинка*, нередко и *стронция*.

Лесостепная и степная природные зоны отличаются почвами с нейтральной или слабощелочной реакцией, содержащими основные химические элементы в

оптимальных количествах и взаимных соотношениях. Как исключение, в области распространения серых лесных почв, а также в поймах рек и там, где почвы представлены выщелочными черноземами, может наблюдаться вымывание из почвы *йода*, его недостаток в кормах животных и пище человека. Кроме этого, здесь может наблюдаться локальный недостаток таких микроэлементов, как *кобальт, цинк, медь, марганец*.

Сухостепная и полупустынно-пустынная зоны обладают почвами с нейтральной или щелочной реакцией, в них обычно отмечают повышенное содержание таких элементов, как *натрий, стронций, цинк, сера, бор, молибден*, и недостаточное — *йода, меди, кобальта, марганца*. Здесь нередки территории, бедные *медью*, но богатые *сульфатами, молибденом* или *бором*.

Горная природная зона обладает большим разнообразием почвенно-климатических факторов, в зависимости от возраста и генезиса гор, состояния процессов их выветривания. Здесь имеются провинции с недостаточным содержанием *йода, кобальта* и некоторых других элементов.

ГЛАВА 3.

КОНЦЕНТРАЦИЯ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ И ИХ СОЕДИНЕНИЙ В ОРГАНИЗМАХ

Важнейшим признаком, отличающим живые организмы от неживой материи, служит избирательное концентрирование в них химических элементов и их соединений. По оценке ученых-биохимиков, биомасса единовременно живущих на Земле организмов достигает сегодня $2,4 \cdot 10^{12}$ т (в пересчете на сухое вещество). В организмах, населяющих нашу планету, обнаружено свыше 60 химических элементов Периодической системы Д. И. Менделеева, однако лишь около 30 элементов присутствуют в них постоянно.

Химические элементы, которые составляют основу живой материи, получили название биогенных или органогенных.

Среди биогенных химических элементов приблизительно половину составляют металлы: Na, K, Ca, Ba, Mg, Zn, Fe, Mn, Cu, Co, Mo, Cr, Li, Ni, V; их образно называют «металлами жизни». Биогенные элементы-неметаллы — это C, N, H, O, S, P, B, Se, Si, Cl, F, I, Br. Прочие элементы, обнаруживаемые в живой природе, встречаются непостоянно и их биологическая роль не вполне ясна.

По содержанию в живом веществе выделяют группу макроэлементов, концентрация которых превышает 0,001%: O, C, H, N, P, S, Ca, Mg, K, Na, Cl, Fe (табл. 2). Группу микроэлементов составляют такие химические элементы, на долю которых приходится от 0,001 до 0,000001%: Mn, Zn, Cu, Mo, Co, Si и др. Концентрация ультрамикроэлементов в организмах еще ниже — менее 0,000001% (Ag, Hg и др.).

Таблица 2

Среднее содержание некоторых химических элементов
в организме животных (в процентах от массы тела)

Химический элемент	Содержание, %	Химический элемент	Содержание, %
Кислород	62,43	Калий	0,230
Углерод	21,15	Сера	0,080
Водород	9,86	Натрий	0,080
Азот	3,10	Хлор	0,080
Кальций	1,90	Магний	0,030
Фосфор	0,95	Железо	0,005

Различные представители живой природы выделяются своими биохимическими особенностями, которые выражаются, в частности, в их способности концентрировать отдельные химические элементы (рис. 1–4).

Некоторые микроорганизмы (диатомовые водоросли, силикатные бактерии) накапливают (аккумулируют) в своих телах кремний. Такие же «кремниевые аккумуляторы» среди растений — это злаковые и осоковые, а также представители хвощовых. Животные, концентрирующие в своих телах кремний, — это в первую очередь силикатные губки и корненожки. Алюминий концентрируют плауны,

стронций — радиолярии, кадмий — морские гребешки (моллюски рода *Pecten*), медь — устрицы, а ванадий — тепловодные асцидии и мшанки.

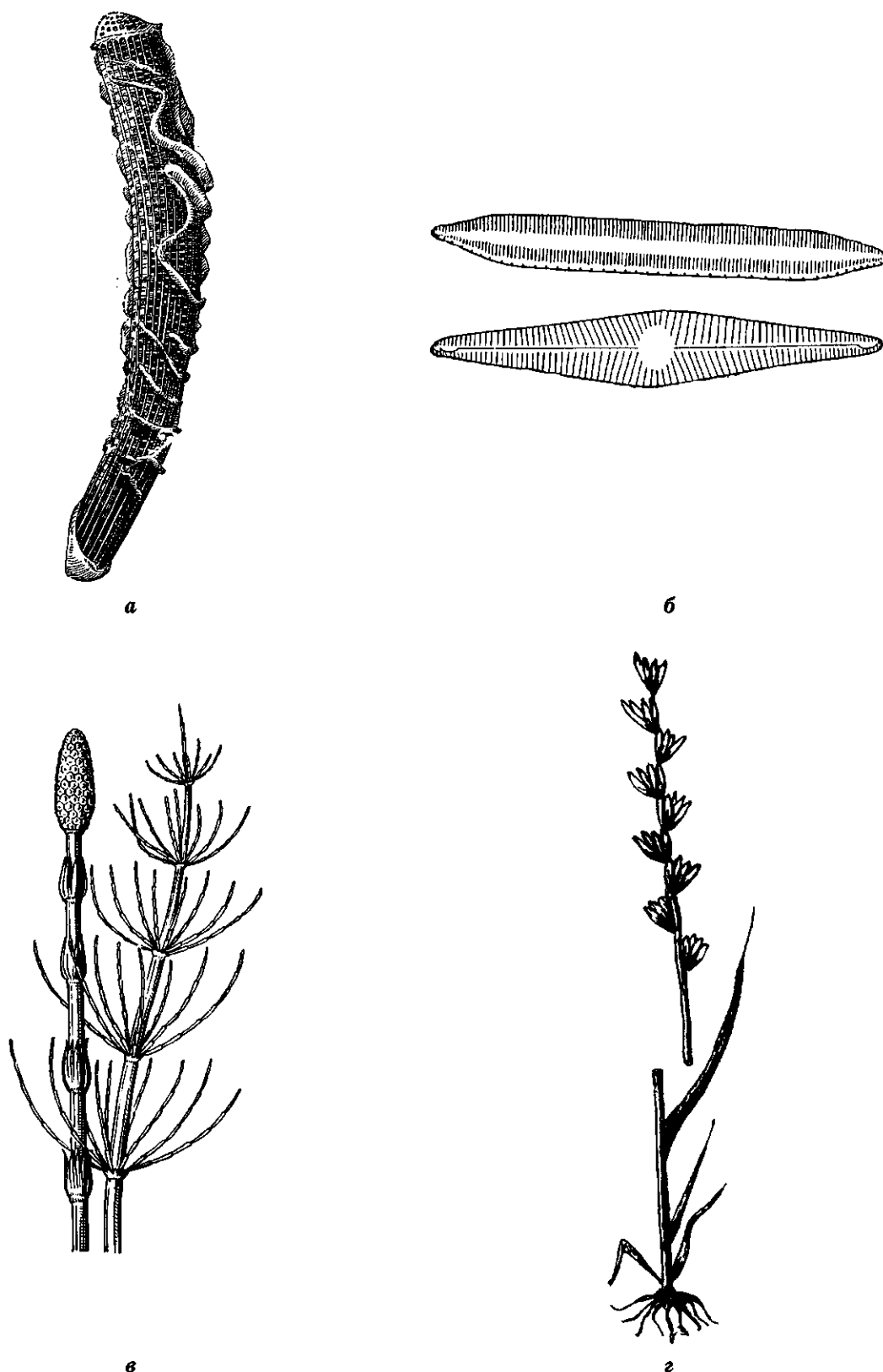


Рис. 1

Животные и растения — накопители кремния:

a — силикатные губки; *б* — диатомовые водоросли; *в* — хвощи; *г* — злаки.

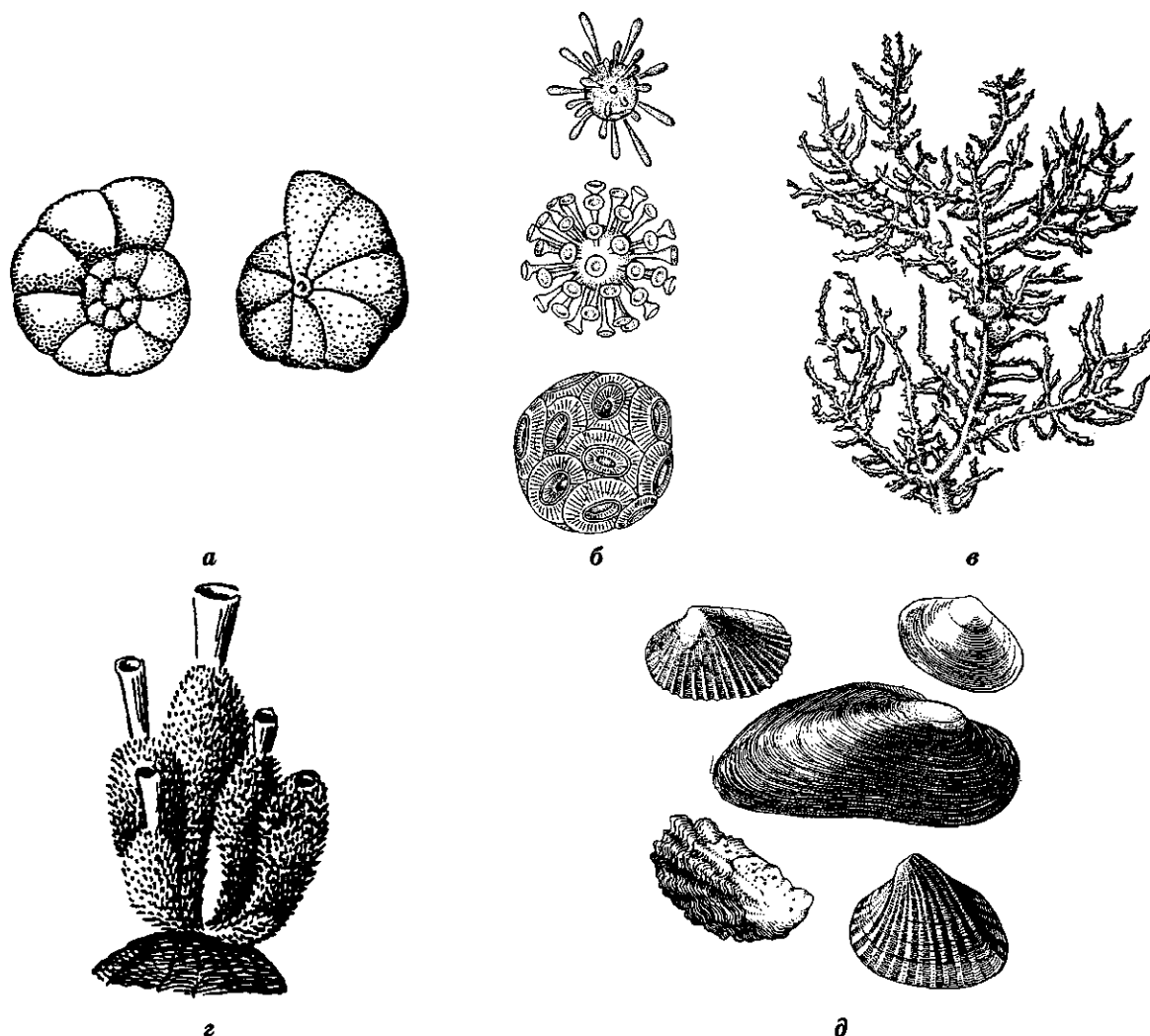


Рис. 2

Животные и растения — накопители кальция:

а — фораминиферы; б — водоросли кокколитофориды; в — кораллы; г — известковые губки; д — моллюски.

С одной стороны, это явление представляет несомненный научный интерес, поскольку отражает пути биохимической эволюции организмов, сопряженной с геохимической историей районов их обитания (ареалов). С другой стороны, оно может служить основой для биологической индикации среды обитания организмов (в целях поиска рудных месторождений или оценки экологической безопасности).

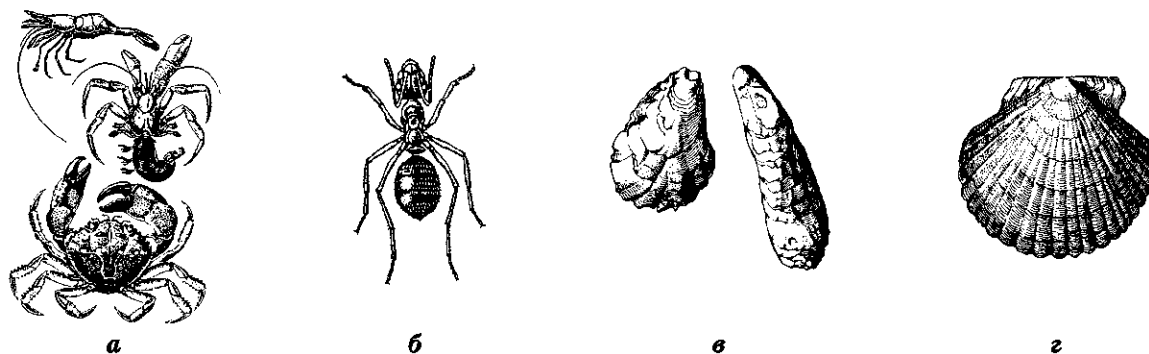


Рис. 3

Животные — накопители марганца (а, б), меди (в) и кадмия (г):

а — ракообразные; б — рыжие муравьи; в — устрицы; г — морские гребешки.

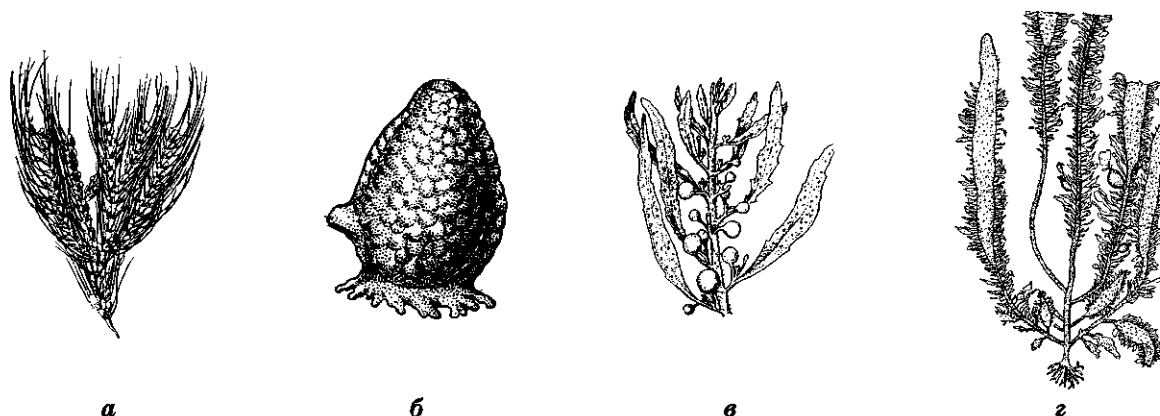


Рис. 4

*Животные и растения — накопители ванадия (а, б) и йода (в, г):
а — мшанки; б — асцидии; в, г — бурые водоросли.*

Наряду с биохимическими особенностями разных видов растений, животных и микроорганизмов можно обнаружить и общие закономерности в содержании важнейших биогенных элементов в их телах.

Живая материя представляет собой открытую систему, существование которой возможно лишь при условии постоянного химического взаимодействия с внешней, неживой природой. Самый древний способ поступления химических соединений в организм — это их абсорбция клеткой. Питание растворенными в воде веществами (осмотротрофное питание) в настоящее время характерно для всех бактерий, грибов и растений. Поэтому неперенным условием «привлекательности» химического элемента для живых существ является его способность образовывать растворимые соединения, легко проникающие через мембраны клеток. Действительно, важнейшие биогенные элементы (С, О, Н, N, Р, S) имеют небольшую атомную массу и образуют газообразные и легко растворимые в воде соединения. На долю этих элементов приходится более 98% биомассы организмов нашей планеты.

Другое важное свойство широко распространенных биогенных элементов — их способность образовывать кратные химические связи. Эта способность значительно увеличивает число разнообразных химических соединений, формирующих живую материю.

Два химических элемента этой группы — фосфор и сера — способны образовывать соединения, богатые энергией. Распад таких соединений сопровождается высвобождением большого количества энергии, а их синтез — ее поглощением.

Важнейшие биогенные химические элементы образуют соединения, которые: а) легко проникают в клетку и так же легко ее покидают; б) отличаются высоким структурным многообразием; в) обладают большим запасом свободной энергии.

Набор химических элементов, обязательных для построения живой материи, не столь уж и велик. Но с помощью этого небольшого числа элементов природа создала огромное множество разнообразных соединений (рис. 5).

Приблизительно половина сухого вещества организмов представлена белками, которые составляют важнейший класс биоорганических полимеров. Наибо-

лее богаты белками ткани животных и клетки микроорганизмов, а самым низким содержанием белков отличаются растения.

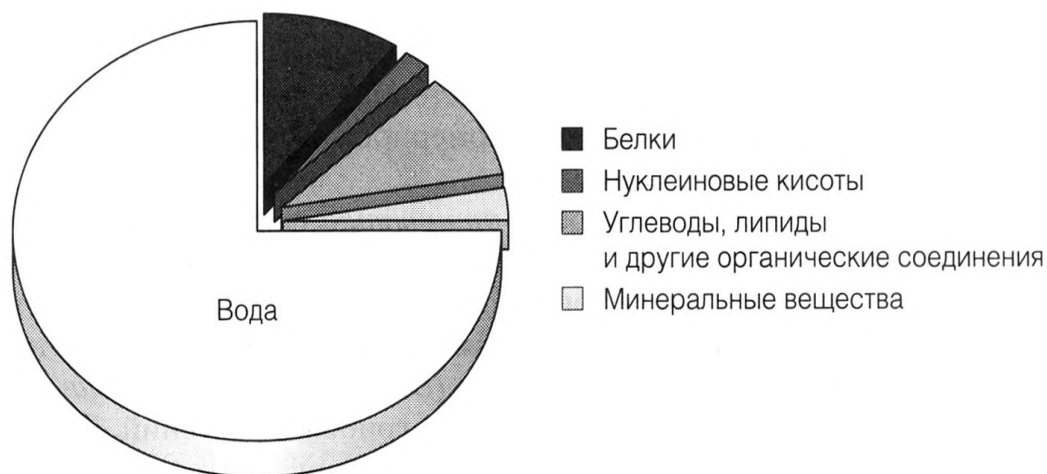


Рис. 5
Химический состав организмов

На долю нуклеиновых кислот, важнейших информационных биополимеров, приходится около 3% сухой биомассы. Содержание углеводов и липидов (в сумме около 30%) в организмах сильно колеблется; растения и грибы более богаты углеводами, а ткани животных и человека — липидами. Минеральные вещества организмов составляют около 10% их сухой биомассы.

Кроме названных веществ, в составе организмов найдены и иные весьма разнообразные биологически активные соединения. Это витамины, гормоны, антибиотики, фитонциды и некоторые другие, роль которых мы рассмотрим ниже.

Большинство элементов находятся в живых тканях в виде разнообразных химических соединений — как органических, так и неорганических (минеральных). Но есть элементы, которые присутствуют в биологических средах преимущественно в ионной форме, это в первую очередь K^+ , Na^+ , Cl^- .

Около 75% массы растений, животных и микроорганизмов составляет вода, играющая исключительную роль в биологических системах. Роль воды и ее обмен в организме мы рассмотрим в разделе 3.

ВАЖНЕЙШИЕ БИОГЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ-НЕМЕТАЛЛЫ

Углерод (C)

Химический элемент 2-го периода IV группы Периодической системы Д. И. Менделеева, его содержание в земной коре составляет $2,3 \cdot 10^{-2}\%$.

Углерод известен человечеству с незапамятных времен. Около 100 тыс. лет назад, когда наши предки овладели огнем, они постоянно имели дело с углем и сажей. Впервые свободный углерод получил в 1791 г. английский химик Смитсон Теннант. Он окислял одинаковую массу угля и алмаза, получая продуктом окисления лишь одинаковое количество CO_2 . Он также пропускал пары фосфора над прокаленным мелом, в результате чего образовывались фосфат кальция и углерод. Позднее французский химик Гитон де Морво путем осторожного нагревания превратил алмаз в графит, а затем в угольную кислоту.

Среди биогенных элементов углерод — один из важнейших; жизнь на нашей планете имеет углеродную основу.

В отличие от всех других химических элементов, атомы углерода могут соединяться разнообразными связями (одинарными, двойными, тройными) как между собой, так и с атомами многих других элементов, формируя при этом углеродные цепи теоретически любой длины. Эти цепи способны ветвиться, а также замыкаться в кольца различного строения и размера. На углеродном «скелете» могут прочно «крепиться» самые разнообразные функциональные группировки, создавая множество органических соединений.

Разнообразие углеродистых соединений соответствует многообразие форм жизни на Земле. Поэтому углерод, входя в состав всех органических соединений, играет уникальную роль как важнейший элемент живой материи. Так было и в далёком прошлом: горючие ископаемые (нефть, газ, торф, сланцы) — это углеродистые вещества, а особенно богат углеродом каменный уголь.

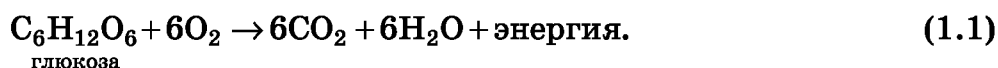
Углерод может принимать степени окисления от +4 (CO₂) до -4 (CH₄), причем в составе одной и той же молекулы могут находиться атомы углерода с различными степенями окисления. Это определяет существование широкого ассортимента органических соединений и богатство их химических превращений.

Поскольку углерод занимает уникальное положение среди других биогенных химических элементов, то важнейшей характеристикой любого организма является природа углеродсодержащих соединений, которые он способен ассимилировать из внешней среды. По этому признаку все организмы подразделяются на автотрофные и гетеротрофные.

Автотрофные организмы способны усваивать предельно окисленное соединение углерода — CO₂, восстанавливая его до органического соединения, например до глюкозы C₆H₁₂O₆ или более простого метана CH₄. *Гетеротрофные организмы* не способны осуществлять ассимиляцию CO₂ и вынуждены поглощать из окружающей среды органические соединения углерода, синтезированные автотрофными организмами.

Важнейшими автотрофными организмами на Земле являются растения и некоторые бактерии. В результате их деятельности углекислый газ атмосферы в процессе фотосинтеза превращается в органические соединения. Гетеротрофные организмы — это большинство бактерий, грибы, животные и человек, они являются потребителями органических веществ.

В результате биологического окисления органических веществ (углеводов, липидов и др.) при *дыхании* выделяется CO₂:



Этот процесс служит основным источником энергии для организмов, а также тем механизмом, благодаря которому углерод из «царства» органических соединений переходит в «царство» минеральных. Выделение углекислого газа может происходить не только в присутствии O₂ при дыхании, но и в бескислородной среде — в процессе брожения.

Растворяясь в воде, CO_2 образует *угольную кислоту* (H_2CO_3). Эта кислота диссоциирует с образованием *карбонат-иона* CO_3^{2-} и *гидрокарбонат-иона* HCO_3^- . В совокупности эти ионы образуют *гидрокарбонатную буферную систему* организма.

Буферными называются такие системы организма, благодаря которым в биологических средах (например, в цитоплазме клетки или плазме крови) поддерживается постоянный уровень кислотности.

Буферные системы необходимы хотя бы потому, что работа всех биокатализаторов (ферментов), а значит, и протекание всех биохимических превращений в организме возможно строго в определённом интервале значений кислотности.

Анион HCO_3^- , кроме того, играет исключительно важную роль в *корневом (почвенном) питании растений*. Поглощая из почвы элементы минерального питания, растение совершает своеобразный обмен с почвенными частицами: отдаёт HCO_3^- , а поглощает анионы других биогенных элементов (NO_3^- , SO_4^{2-} , HPO_4^{2-} и др., рис. 6).

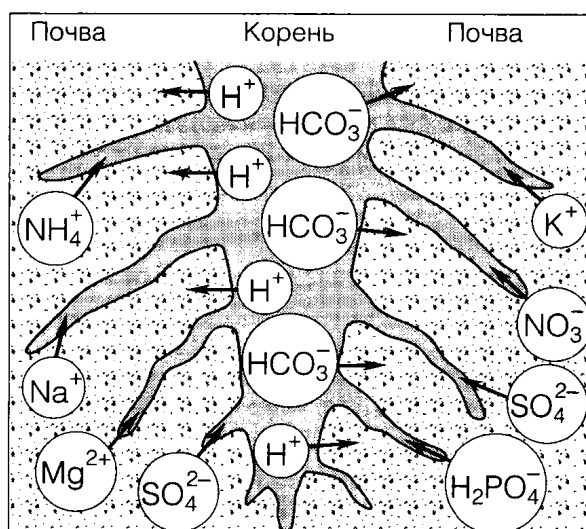


Рис. 6

Транспорт ионов в процессе корневого питания растений

Удаление из тканей высших животных и человека углекислоты происходит в форме гидрокарбонатов натрия NaHCO_3 и калия KHCO_3 , а также благодаря связыванию CO_2 *гемоглобином* эритроцитов крови с образованием *карбамина* (1.2):



В дальнейшем эритроциты выносят связанную углекислоту к альвеолам лёгких, где она освобождается и углекислый газ удаляется с выдыхаемым воздухом.

Другое соединение углерода и кислорода — оксид углерода (II), или *угарный газ* CO , является высокотоксичным для организма. Физиологическая активность этого соединения обусловлена его способностью образовывать комплексы с катионом железа Fe^{2+} , входящим в состав гемоглобина (Hb). В результате CO связывается с гемоглобином, лишая его способности переносить кислород (1.3):



Оксид углерода (II) связывается и с другими биомолекулами, содержащими железо, что усиливает его токсический эффект. Удушье от угарного газа наступает при его минимальной концентрации в воздухе 0,07%; отравления происходят во время сгорания органических веществ и самого углерода при недостатке кислорода (например, при пожарах).

В природе постоянно происходит круговорот углерода с участием всех организмов биосферы (рис. 7). Углекислый газ атмосферы в результате фотосинтеза преобразуется в органическое вещество растений и других автотрофных организмов.

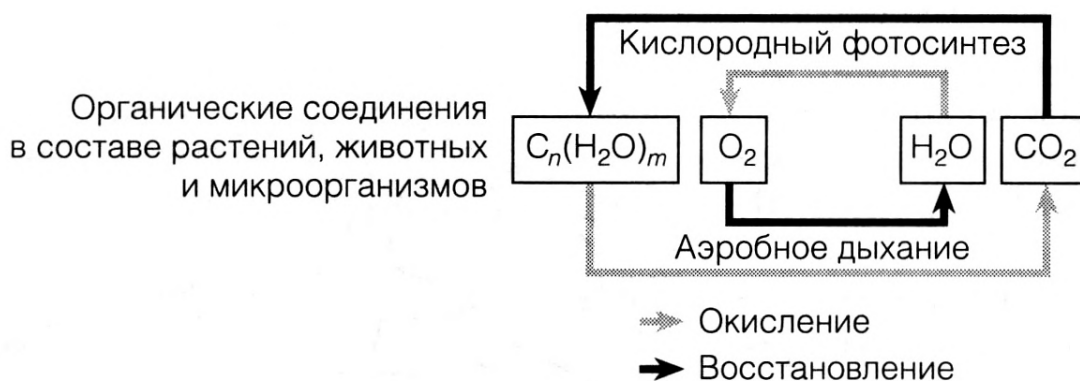


Рис. 7

Биогеохимический цикл углерода и кислорода

С одной стороны, автотрофные организмы служат пищей для гетеротрофных — бактерий, грибов, животных и человека. С другой стороны, они сжигаются как топливо (в том числе в виде нефти, газа, угля и других природных ископаемых). Параллельно протекает минерализация организмов в негорючие карбонаты — известняки, мел, мрамор и др., которые в кислой среде под действием влаги постепенно разрушаются с выделением углекислого газа.

Таким образом, основными потребителями CO_2 являются автотрофные организмы, в первую очередь растения. Как показали исследования, 75–80% углекислого газа растения ассимилируют из воздуха и только 20–25% поглощают корневой системой из почвы (в виде HCO_3^-). Следовательно, преобладающим компонентом в углеродном питании растений является атмосферная углекислота. Её содержание в обычном воздухе не превышает 0,03%.

Между тем установлено, что для большинства культурных растений оптимальная концентрация CO_2 составляет 0,3–0,6%, то есть многократно превышает его концентрацию в обычном воздухе. Поэтому для улучшения углеродного питания растений в земледелии применяют органические и минеральные удобрения, служащие источником углекислоты. Особенно большое значение это имеет в теплицах, оранжереях и парниках, где получают высокие урожаи растений.

Отметим еще одну важную роль углерода в поддержании жизни на Земле. Молекулы CO_2 , находящиеся в атмосфере, активно поглощают *инфракрасное излучение* земной поверхности и препятствуют таким образом уходу тепла за пределы Земли. Это явление, называемое *парниковым эффектом*, обеспечивает дополнительный прогрев поверхности нашей планеты на 20°C и служит важным фактором стабильности биосферы. Однако чрезмерно высокое содержание CO_2 в атмосфере в результате хозяйственной деятельности человека может привести к глобальным изменениям климата на нашей планете.

Кислород (O)

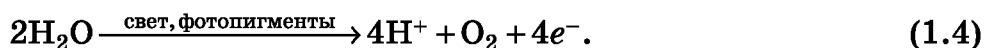
Химический элемент 2-го периода VI группы Периодической системы Д. И. Менделеева, самый распространенный на Земле. Кислород составляет 47% массы твердой оболочки нашей планеты, ещё больше его в гидросфере — водной оболочке Земли (86%). В атмосфере кислорода содержится около 21% по объему (10^{15} т).

Кислород открыли одновременно и независимо друг от друга два известнейших химика XVIII в. — англичанин Джозеф Пристли и швед Карл Шееле. Первое сообщение об этом открытии было сделано Дж. Пристли на заседании английского Королевского общества в 1775 г. Однако двумя годами ранее К. Шееле также получил кислород разложением окиси ртути и другими способами, но сообщение о своем открытии он смог сделать лишь в 1777 г. Между тем в 1775 г. Антуан Лавуазье, который подробно изучил свойства кислорода и его роль в процессах горения и образования окислов, выступил перед Парижской академией наук с сообщением, что ему удалось получить «наиболее чистую часть воздуха, который нас окружает», и описал свойства этой части воздуха.

Большинство химических элементов существует в природе в виде кислородсодержащих соединений. К их числу принадлежат все важнейшие биологические соединения (белки, нуклеиновые кислоты, липиды, углеводы, ферменты, витамины), а также вода.

Весь свободный (молекулярный) кислород — это продукт фотосинтеза, то есть он имеет *биогенное происхождение* (уравнение реакции (2.26)). В минувшие геологические эпохи первичная атмосфера Земли не содержала O_2 и состояла в основном из H_2 , N_2 , CH_4 , NH_3 , H_2S , H_2O , CO_2 , то есть была бескислородной. Поэтому первыми живыми существами могли стать только *анаэробы* — организмы, не нуждающиеся в молекулярном кислороде. Среди них были как автотрофные, так и гетеротрофные виды.

Важнейшим этапом эволюции фотосинтезирующих организмов стал их переход к *фотолизу воды*, в результате чего фотосинтез стал сопровождаться выделением в атмосферу и гидросферу Земли газообразного кислорода (1.4).



Это привело к появлению *аэробных организмов*, способных усваивать O_2 в процессе дыхания (см. рис. 7).

Кислород широко распространён в живой и неживой природе главным образом потому, что он — сильный окислитель, образующий оксиды с большинством металлов и неметаллов. В биологических средах кислород играет незаменимую физиологическую роль: его реакция со многими биомолекулами, в первую очередь с углеводами и липидами, служит источником энергии для организма.

Почему именно кислород играет ключевую роль в процессах биологического окисления, прежде всего дыхания? Это обусловлено небольшим радиусом атома кислорода, а также наличием в его молекуле неподелённых электронных пар. Поэтому кислород обладает высокой способностью к образованию комплексных соединений — как с катионами металлов, так и с биомолекулами.

Такие соединения кислород образует, например, с гемоглобином, играющим роль молекулы-переносчика этого окислителя. Подсчитано, что в организме человека 1 л крови одноразово переносит приблизительно 250 мл кислорода. В альвеолах легких человека и высших животных кислород диффундирует в кровь и связывается в ней с гемоглобином, превращая его в *оксигемоглобин* (1.5):



Присоединение кислорода к гемоглобину, следовательно, не изменяет степени окисления железа, то есть не является окислительно-восстановительной реакцией.

Оксигемоглобин потоком крови переносится в капилляры, где происходит освобождение кислорода. Диффундируя через стенки капилляров, O_2 частично связывается с железосодержащим белком тканей — *миоглобином*, в результате чего создается резерв кислорода в тканях. Большая же часть поступившего в клетки кислорода сразу участвует в реакциях биологического окисления, протекающих в митохондриях клетки.

В организме моллюсков и членистоногих роль переносчика кислорода выполняют белки *гемоцианины*, молекулы которых, в отличие от гемоглобина, содержат не железо, а катионы меди (Cu^{2+}).

В биологических субстратах под влиянием внешних и внутренних факторов молекулы кислорода могут подвергаться различным превращениям, которые приводят к появлению ещё более активных соединений. Так, при неполном восстановлении кислорода в растворах происходит образование *пероксида водорода* — соединения кислорода со степенью окисления -1 (1.6).



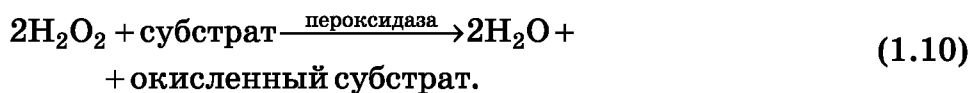
Пероксид водорода выполняет ряд важных функций в организме. Например, он участвует в процессах окисления токсичного сульфит-иона, превращая его в нетоксичный сульфат-ион по уравнению (1.7).



Пероксид водорода, находящийся в лейкоцитах крови, участвует в механизмах подавления бактерий, проникших в кровяное русло. Болезнетворные бактерии создают кислую среду, в которой пероксид легко окисляет хлорид-ион до свободного хлора, убивающего эти микробы (1.8).



Однако в большом количестве пероксид кислорода вреден для организма. Токсическое действие этого соединения проявляется в реакции с гемоглобином, приводящей к окислению катиона Fe^{2+} до Fe^{3+} . В результате гемоглобин теряет способность связывать и переносить кислород. Поэтому в живых системах существуют механизмы разрушения (утилизации) пероксида водорода. Ключевую роль в этих реакциях играют ферменты *каталаза* (1.9) и *пероксидаза* (1.10).



В том случае, если к молекуле кислорода присоединяется электрон, образуется чрезвычайно активная частица, получившая название *супероксид-анион-радикала*:



Именно такие превращения происходят с кислородом в случае лучевого поражения организма, когда в результате *радиолиза воды* выбитый из неё электрон захватывается кислородом плазмы крови. Это явление получило название *кислородного эффекта* при радиолизе биологических субстратов.

Опасность супероксид-анион-радикала для организма заключается в том, что подобно пероксиду водорода он окисляет катион Fe^{2+} до Fe^{3+} и таким образом блокирует способность гемоглобина крови переносить кислород. При увеличении концентрации этого радикала он вступает в реакции с различными биоорганическими соединениями, приводя к их разрушению.

Другой разновидностью кислорода является *озон* (O_3) — нестойкий токсичный газ, сильнейший окислитель. Озон образуется при облучении кислорода коротковолновыми лучами, в частности ультрафиолетовыми и γ -лучами, а также при тихом электрическом разряде в кислородной среде.

Озон при обычных условиях не присутствует в биологических средах. Однако он играет исключительно важную роль в поддержании жизненных процессов на Земле, поскольку обладает замечательной способностью поглощать радиационное излучение с длиной волны менее 290 нм — наиболее активное в биологическом отношении.

Примечательно, что максимум поглощения ультрафиолетового излучения озоном приходится на 254 нм и очень близок к таковому для молекул ДНК (260 нм). Таким образом, озон защищает ДНК — важнейший носитель генетической информации организма — от повреждающего действия этого излучения, в частности от мутаций.

Следовательно, озоновый слой атмосферы служит естественной защитой всего живого от губительного излучения Солнца, прежде всего от ультрафиолетовой радиации.

В процессе эволюции живые существа смогли выйти из Мирового океана (также поглощающего ультрафиолетовое излучение) на сушу только тогда, когда в атмосфере Земли возникла первая озоновая оболочка. Поэтому мы можем рассматривать озоновый слой атмосферы как необходимое условие существования всего живого на суше нашей планеты.

В качестве сильного окислителя озон применяют для уничтожения вредной микрофлоры, в частности для обеззараживания питьевой воды. Этот метод получил название озонирования. Озонирование в сравнении с другим методом обеззараживания воды (хлорированием) имеет преимущество, поскольку при озонировании гибнут не только бактерии, но и вирусы. К тому же озон, в отличие от хлора, не придает воде неприятного вкуса.

Азот (N)

Химический элемент 2-го периода V группы Периодической системы Д. И. Менделеева, один из самых распространенных элементов, главная составляющая часть атмосферы Земли (78% по объему или $4 \cdot 10^{18}$ т).

Азот был открыт почти одновременно несколькими исследователями. Английский химик Генри Кавендиш получил азот из воздуха в 1772 г., пропуская последний через раскаленный уголь, а затем через раствор щелочи для поглощения углекислоты. В эти же годы шведский химик К. Шееле получил азот из атмосферного воздуха тем же путем, что и Г. Кавендиш.

Официально открытие азота обычно приписывается шотландскому химику и врачу Даниэлю Резерфорду, который выделил азот из воздуха, а в своей диссертации, опубликованной в 1772 г., назвал его «удушливым» воздухом, не пригодным для дыхания. Название элемента предложил в конце XVIII в. А. Лавуазье; азот в переводе с греческого означает безжизненный («а» — отрицание, «зое» — жизнь).

Азот как незаменимый химический элемент входит в состав важнейших биоорганических соединений — аминокислот и белков, азотистых оснований и нуклеиновых кислот, ряда витаминов и др. Поэтому азот образно называют «элементом жизни».

Развитие любого организма требует постоянного притока из внешней среды азотсодержащих соединений в легкоусвояемой форме. Между тем подавляющее большинство организмов не способно ассимилировать молекулярный азот (N_2), и поэтому практически неисчерпаемый запас азота в атмосфере для них не доступен (рис. 8). Исключение составляют некоторые бактерии, которые обладают уникальной способностью осуществлять восстановление молекулярного азота (1.12).



Впервые чистую культуру бактерии, фиксирующей азот, выделил выдающийся отечественный микробиолог, основоположник почвенной микробиологии С. Н. Виноградский в 1893 г. Ею оказалась спорообразующая палочка из рода клостридий (*Clostridium*), которую в честь Л. Пастера назвали *Clostridium pasteurianum*.

Бактерии, фиксирующие молекулярный азот, получили название *азотфиксирующих*, а процесс восстановления ими азота учёные назвали *биологической фиксацией* азота. Азотфиксирующие бактерии обнаружены как среди свободноживущих обитателей почвы и водоёмов, так и среди организмов, вступающих в симбиоз с растениями, животными и грибами, среди них есть как аэробные, так и анаэробные виды.

Азотфиксация — это ступенчатый процесс: первоначально N_2 ($N \equiv N$) восстанавливается в *диимид* ($HN=NH$), затем в *гидразин* (H_2N-NH_2) и, наконец, в *аммиак* (NH_3). В результате исследований был открыт фермент, контролирующий восстановление молекулярного азота, — *нитрогеназа*. Нитрогеназа является металлопротеином, в составе которого присутствуют атомы железа и молибдена (рис. 9). Поэтому азотфиксация протекает активно в условиях обеспеченности растений этими микроэлементами.

Нитрогеназу блокирует молекулярный кислород, поэтому азотфиксация — в основном анаэробный процесс. В связи с этим аэробные азотфиксирующие бактерии выработали различные механизмы защиты нитрогеназы от блокирования кислородом. Так, симбиотические клубеньковые бактерии, обитающие в корнях растений, — это строгие аэробные организмы, требующие хорошего снабжения кислоро-

дом. Обеспечение бактерий молекулярным кислородом — это функция особого транспортного белка, подобного гемоглобину крови. Это соединение, обнаруженное в клубеньках, получило название легоглобина. Так же как и гемоглобин, он содержит металл — железо, которое присоединяет к себе кислород:

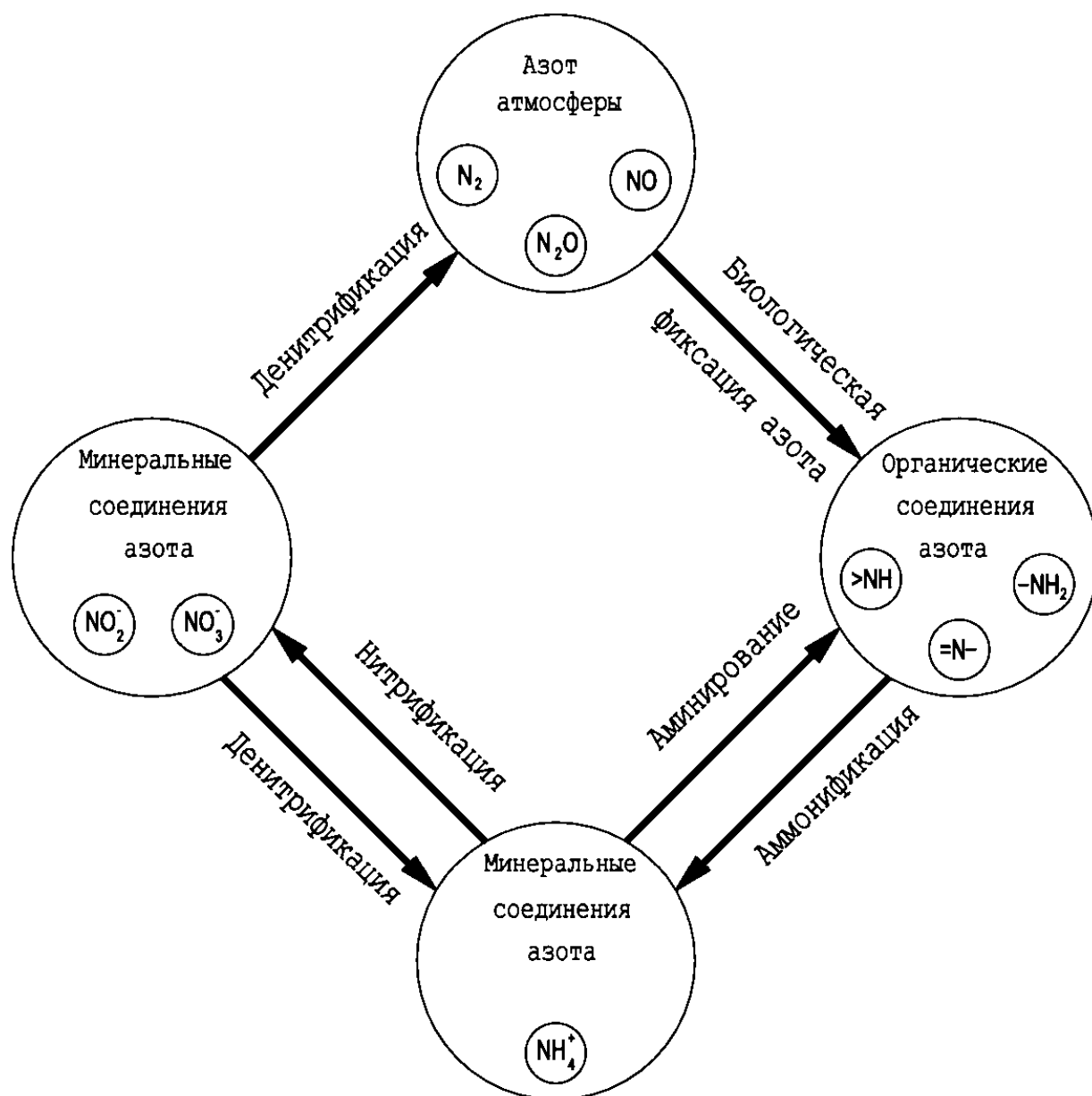
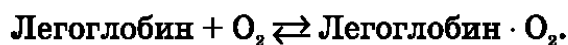


Рис. 8

Биогеохимический цикл азота

В то же время легоглобин выполняет буферную функцию, связывая избыточный кислород, подавляющий каталитическую активность нитрогеназы.

Исследования выявили и другую особенность азотфиксации: этот процесс требует значительных затрат энергии, для покрытия которых бактерии используют ее запасы, аккумулированные в АТФ. Приток богатых энергией органических соединений к бактериям-симбионтам обеспечивает растение-хозяин. У свободноживущих сапротрофных азотфиксаторов этой цели служат органические соеди-

нения, поступающие из внешней среды. Поэтому высокая активность свободноживущих азотфиксаторов напрямую связана с содержанием в почве перегноя. Свободноживущие азотфиксирующие фотосинтетики (цианобактерии и др.) получают необходимую им энергию от фотосинтеза.

Клетка растения

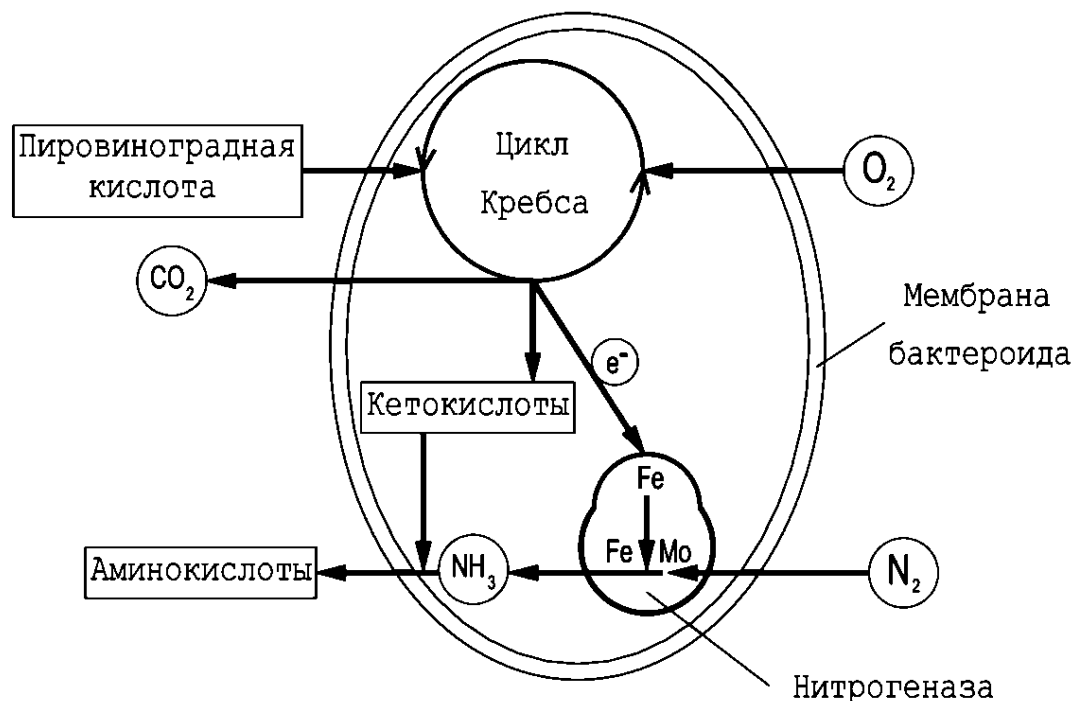
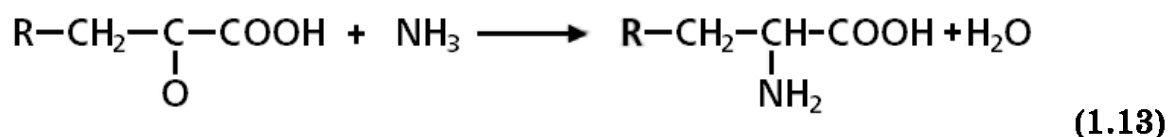


Рис. 9

Схема фиксации азота в клетке растения, заселенной симбиотической бактерией

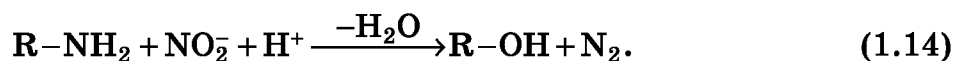
Аммиак далее связывается с кетокислотами, в результате чего образуются аминокислоты (1.13).



Этот процесс называется *аминированием*. По расчётам учёных, общее количество связанного азота Земли составляет $2,4 \cdot 10^{18}$ т, причем две трети этой массы — результат деятельности азотфиксирующих организмов биосферы, тогда как одна треть приходится на промышленный синтез и атмосферные явления.

Наряду с аммонийными соединениями, которые образуются в процессе *аммонификации* — микробиологического разложения органических азотсодержащих соединений, в природе присутствуют и окисленные формы азота — нитриты (NO_2^-) и нитраты (NO_3^-). Эти соединения азота представляют известную опасность для животных и человека. Попадая в организм, нитраты восстанавливаются до нитритов, а нитрит-ион способен окислить катион Fe^{2+} в составе гемоглобина до Fe^{3+} . В результате гемоглобин теряет свойство связывать кислород и в организме возникает *кислородная недостаточность*.

Другая сторона вредного воздействия нитрит-иона — его способность вызывать дезаминирование биомолекул (1.14).



Это, в свою очередь, может привести, в частности, к повреждению молекул ДНК, что ещё больше усиливает токсическое действие нитрит-иона на организм.

Следовательно, избыточная *нитрификация*, то есть окисление микроорганизмами почвы аммонийных соединений, — это процесс нежелательный, приводящий к насыщению почвы и водоемов нитратами. По этой причине во многих странах законодательно ограничивают использование пищевых продуктов, насыщенных нитратами, в первую очередь плодов и овощей. Например, в Российской Федерации содержание нитратного азота в помидорах не должно превышать 300 мг в 100 г плодов. Растениеводы стремятся всеми доступными средствами снизить содержание нитратов в урожае. Для этого необходимо строго придерживаться доз азотных удобрений, рекомендованных агрохимическими службами с учётом плодородия почвы и погодных условий сезона.

В то же время растения очень чутко реагируют на недостаток азота. Дефицит этого макроэлемента приводит к появлению бледно-зелёной окраски, листья становятся мелкими, а побеги — тонкими и короткими. Признаки азотного голодания более выражены на самых старых (нижних) листьях. При недостатке азота наблюдается опадение цветков и завязей, преждевременное отмирание листьев и ускоренное созревание семян и плодов.

Другое соединение азота с кислородом — газообразный оксид азота (NO) — является важнейшей *сигнальной молекулой* в регуляции сердечно-сосудистой системы. Это соединение азота выделяется клетками внутренней поверхности кровеносных сосудов и влияет на их расширение или сжатие. С нарушением этой функции связаны самые распространённые заболевания XX в. — атеросклероз, инфаркт миокарда и инсульт. За открытие физиологической роли оксида азота американские учёные Р. Фурчготт, Л. Игнарро и Ф. Мурад были удостоены Нобелевской премии.

Водород (H)

Химический элемент 1-го периода I группы Периодической системы Д. И. Менделеева, самый распространённый элемент Вселенной. На Земле содержание водорода (включая воду и воздух) составляет около 1%.

В 1766 г. английский химик Г. Кавендиш собрал вытесняемый металлами из кислот «горючий газ», которым оказался водород, и исследовал его свойства. Между тем как горючий (воспламеняемый) воздух водород известен довольно давно. Его получали действием кислот на металлы, наблюдали горение и взрывы гремучего газа ученые XVI–XVIII вв. Среди них — Михаил Васильевич Ломоносов, который в диссертации «О металлическом блеске» описал получение водорода действием «кислотных спиртов» (например, «соляного спирта», т. е. соляной кислоты) на железо и другие металлы. Но лишь в конце XVIII в. было доказано, что водород входит в состав воды, тогда же ему было дано название «гидрогениум», то есть «рождающий воду».

Водород — незаменимый биогенный элемент, поскольку он входит в состав всех биоорганических соединений, а также самого распространённого в биосфере Земли неорганического соединения — воды.

В биологических средах водород присутствует обычно либо в форме катиона (H^+), либо в форме соединений с другими биогенными элементами (C, O, N, S). В последнем случае степень полярности связи «элемент — водород» обуславливает важнейшие свойства таких соединений.

Например, неполярная связь C–H сообщает *гидрофобный* («водоотталкивающий») характер тем участкам молекул, в которых она находится. Широко представлены в биомолекулах и полярные связи O– H^+ , N– H^+ , S– H^+ , причем величина положительного заряда на атоме водорода придает спиртовой группе, аминогруппе или сульфгидрильной группе различную кислотность. Биологическое значение имеет и ещё более поляризованная молекула HCl, водный раствор которой входит в состав желудочного сока.

Катион водорода, или протон (H^+), играет исключительно важную роль в биологических процессах. Его концентрация в растворах определяет их кислотные свойства и является важной характеристикой биологической среды.

Кислотами являются важнейшие биоорганические соединения (*фосфорная кислота* в составе ДНК, РНК и АТФ, *молочная, аскорбиновая, никотиновая, лимонная* и многие другие); их физиологическая активность определяется концентрацией протонов [H^+].

Отрицательный десятичный логарифм ($-\lg$) концентрации [H^+] служит показателем кислотности среды. Он называется *водородным показателем* и обозначается pH. Кислые среды имеют $pH < 7$, щелочные — $pH > 7$; в нейтральной среде $pH = 7$. Например, квашеная капуста или простокваша имеют pH 4–4,5, а маринованные грибы или овощи — около 3,5–4.

Между кислыми и щелочными веществами в тканях организма устанавливается баланс. В случае его нарушения наблюдается явление *ацидоза* (избыток в тканях H^+) или, напротив, *алкалоза* (недостаток H^+ и избыток OH^-). Продукты с кислотными свойствами — это злаки (*овёс, ячмень, пшеница, рожь*) и животные корма. Щелочными свойствами обладают *картофель, морковь, горох, бобы*, зелёные части растений.

Концентрация катионов водорода непосредственно влияет на прохождение в биологических средах *окислительно-восстановительных реакций*. К их числу относятся такие важные превращения, как, например, восстановление кислорода в процессе биологического окисления (дыхания):



или ассимиляция молекулярного азота азотфиксирующими бактериями:



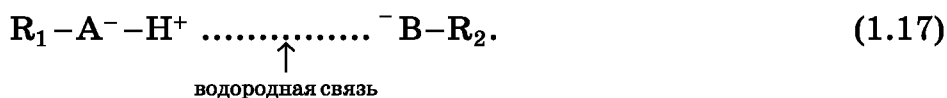
Катионам водорода свойственна высокая каталитическая активность. Катализ ионами водорода (кислотный катализ) важен, например, при гидролитическом распаде белков, липидов и углеводов. Поэтому так высока кислотность же-

лудочного сока, а процесс усвоения пищи в кишечнике требует участия желчных кислот.

Нередко органические кислоты в большом количестве накапливают паразитические микроорганизмы. Они используют высокие концентрации $[H^+]$ как оружие агрессии против своих хозяев.

Велика роль протона H^+ также в минеральном питании растений. Концентрируя эти катионы на поверхности корня, растение обменивает их затем на катионы других биогенных элементов (K^+ , Na^+ , NH_4^+ , Mg^{2+} и др., см. рис. 6).

Важна также роль водорода в формировании особых связей в биоорганических молекулах, получивших название *водородных связей*. В образовании водородной связи принимают участие атомы водорода в составе OH^- , NH^- и SH^- групп (так называемых *доноров* водородной связи), которые взаимодействуют со свободной парой электронов *атомов-акцепторов* (например, O, N или S). В результате атом водорода соединяется одновременно с двумя другими атомами: прочной (*ковалентной*) связью с донором, а менее прочной (*нековалентной*) — с акцептором. Эта нековалентная связь получила название водородной связи, и её принято изображать пунктиром:



A — донор водородной связи; B — акцептор водородной связи, R_1 и R_2 — углеводородные радикалы.

Водородные связи определяют, например, вторичную и третичную структуру белка, структуру растительных (целлюлозных) волокон, стабильность двойной спирали ДНК, протекание таких ключевых биологических процессов, как транскрипция и трансляция генетической информации (раздел 4).

Не только разнообразные соединения водорода, но и молекулярный водород (H_2) представляет основу существования некоторых организмов. Таковы, например, *метаногенные прокарियोты* — микроорганизмы, способные окислять H_2 до H_2O , а энергию окисления использовать для восстановления CO_2 до метана CH_4 . Эти бактерии, обитающие на дне озёр, болот, в морских илах, а также в пищеварительном тракте животных, являются *хемоавтотрофами*.

В заключение напомним, что для всех живущих на Земле организмов основой существования служит энергия Солнца. Источник этой энергии — термоядерная реакция, протекающая с участием атомов водорода, который в форме плазмы составляет около половины массы Солнца.

Фосфор (P)

Химический элемент 3-го периода V группы Периодической системы, достаточно распространенный в природе. На его долю приходится $8 \cdot 10^{-2}\%$ от общей массы земной коры, что соответствует 15 млрд т. Этим количеством фосфора ограничены масштабы жизни на Земле.

Датой открытия фосфора считается 1669 г., когда алхимик из Гамбурга Хенниг Бранд при перегонке сухого остатка от выпаривания мочи получил белый порошок, излучавший зеленоватое свечение. С древних времен фосфорами называли вещества, способные светиться в темноте (*греч.* — несущие свет). В XVII в. был

известен болонский фосфор — камень, найденный в горах вблизи Болоньи; после обжига на углях камень приобретал способность светиться. В 1769 г. шведский химик Юхан Ган обнаружил, что в костях содержится фосфор, а в 1777 г. его соотечественник химик К. Шееле установил наличие этого элемента в костях и рогах животных в виде фосфорной кислоты, связанной с известью, и разработал способ получения фосфора из костей. Элементарным веществом фосфор был признан А. Лавуазье на основе его опытов по сжиганию фосфора в кислороде. С XIX в. фосфор получил широкое применение главным образом в виде солей, используемых для удобрения почв.

Биологическая роль фосфора достаточно многообразна. Этот элемент входит в состав клеточных мембран, нуклеиновых кислот и АТФ, участвует в обмене углеводов, в формировании костной ткани и буферной системы крови.

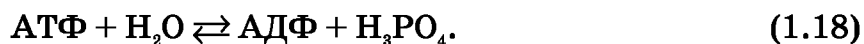
Наиболее значимую роль в биологических системах играют соли фосфорной кислоты (H_3PO_4) — фосфаты (степень окисления фосфора +5). Так, растворимые фосфаты калия (K_2HPO_4 , KH_2PO_4) формируют *фосфатную буферную систему*, ответственную за постоянство pH внутриклеточной жидкости.

Труднорастворимые кальциевые соли фосфорной кислоты, например *гидроксипатит* $3\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot \text{Ca}(\text{OH})_2$ и другие, составляют *минеральную основу костной ткани* позвоночных животных и человека. В организме взрослого человека находится около 4,5 кг фосфора. Зубная эмаль содержит малорастворимый в кислотах фторапатит $\text{Ca}_5\text{F}(\text{PO}_4)_3$, поэтому для её восстановления применяют зубную пасту, содержащую соединения фтора.

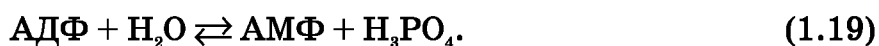
Среди органических соединений фосфора наиболее важны и широко представлены в биологических системах эфиры фосфорной кислоты, которые называют *алкилфосфатами*. В этих соединениях присутствует группировка R–O–P, а сам процесс их образования получил название *фосфорилирования*. Остаток фосфорной кислоты входит в состав многих производных углеводов, белков и липидов, а также всех нуклеиновых кислот.

Для биоэнергетики особое значение имеет широко известная *аденозинтрифосфорная кислота*, или сокращенно АТФ. Её образование в процессе биологического окисления называют *окислительным фосфорилированием*, или фосфорилированием, сопряжённым с транспортом электронов.

Связь O–P в молекуле АТФ является *макроэргической*, то есть богатой энергией. Разрушение макроэргических связей сопровождается *высвобождением* большого количества энергии, а их возникновение — *поглощением* энергии. Например, гидролиз одной такой связи в молекуле АТФ вызывает высвобождение энергии в количестве 32,5 кДж/моль, при этом образуется молекула *аденозиндифосфорной кислоты* (АДФ):



Макроэргическая связь в молекуле АДФ оценивается приблизительно в 20 кДж/моль, а при её разрыве образуется молекула *аденозинмонофосфорной кислоты* (АМФ):



С химической точки зрения молекулы АТФ, АДФ и АМФ — это кислоты средней силы, которые в биологических системах связаны с катионами Mg^{2+} . В виде солей магния они наиболее активно вступают в химические реакции.

Таким образом, в результате последовательного разрыва связей O–P все процессы жизнедеятельности организма обеспечиваются необходимым количеством энергии (рис. 10).

Синтез и распад АТФ обеспечивают преобразование энергии Солнца в свободную (химическую) энергию всех органических соединений, синтезируемых организмами биосферы. Поскольку АТФ служит универсальным энергетическим ресурсом клетки, это соединение нередко называют «энергетической валютой».

Дефицит фосфора в организме приводит к тяжёлым нарушениям жизненных процессов. У растений он проявляется в первую очередь на нижних листьях, которые приобретают фиолетовую или пурпурную окраску и быстро отмирают; задерживается цветение и созревание плодов, существенно снижается зимостойкость растений.



Рис. 10

Роль АТФ в энергетическом обмене организмов

Среди многочисленных аллотропных модификаций фосфора наибольшей биологической активностью обладает *белый фосфор*. Медленное окисление его паров сопровождается свечением. Белый фосфор чрезвычайно ядовит (смертельная доза для человека составляет 100 мг при попадании внутрь организма), он

относится к группе ферментных ядов, активных при ничтожных концентрациях в крови и других тканях. Физиологическая активность белого фосфора объясняется его способностью непосредственно соединяться с металлами, кислородом, серой и галогенами, в результате чего он тормозит внутримышечные окислительные процессы, действуя преимущественно на сердце, печень и нервную систему.

Наиболее характерные симптомы фосфорного отравления — это жжение во рту и желудке, головная боль, общая слабость, потеря сознания, сердечно-сосудистая недостаточность. В случае хронических отравлений фосфором наблюдаются патологические изменения в костной ткани, в первую очередь в челюсти. Кость теряет прочность из-за нарушения в ней нормального соотношения между Са и Р.

Сера (S)

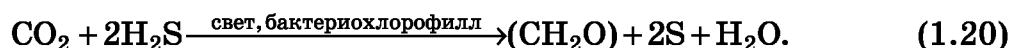
Химический элемент 3-го периода VI группы Периодической системы, довольно распространённый на нашей планете (0,05% от общей массы земной коры).

Сера в самородном состоянии, а также в виде сернистых соединений известна с древнейших времен. Серу и ее оксид SO_2 издавна употребляли для отбеливания тканей, приготовления лекарств, чернения оружия и изготовления пороха. С появлением пороха в Европе началось развитие добычи природной серы, а также разработка способа получения ее из пиритов; последний был распространен в Древней Руси. Элементарную природу серы установил А. Лавуазье в своих опытах по сжиганию. Древнерусское название «сера» употребляется уже очень давно. Под ним подразумевались разные горючие и дурнопахнущие вещества, смолы, физиологические выделения (сера в ушах и пр.). По-видимому, это название происходит от созвучного санскритского слова, которое переводится как «светло-желтый».

В природе встречается самородная сера, но большая часть её запасов находится в виде соединений — сульфидов и сульфатов. Важнейшие из них — пирит FeS_2 , цинковая обманка ZnS , медный колчедан FeCuS_2 и гипс $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$.

Самые характерные степени окисления серы -2 , $+4$ и $+6$, что позволяет ей образовывать разнообразные соединения как с электроположительными, так и с электроотрицательными элементами. В составе организмов сера со степенью окисления -2 присутствует в составе аминокислот и белков, а также в липидах, витаминах (B_1) и пептидных гормонах (*инсулине*, *вазопрессине*). В виде серной кислоты H_2SO_4 сера находится в пищеварительных железах некоторых моллюсков, а одним из эфиров серной кислоты служит полисахарид *гепарин* (формула (2.25)).

Среди бактерий обнаружена группа фотоавтотрофных организмов, окисляющих на свету сульфиды в свободную серу; их называют *пурпурными* и *зелёными серными бактериями*. Исследование химизма фотосинтеза, осуществляемого этими бактериями, выявило примечательную особенность: донорами протонов и электронов для этих бактерий служит не вода, а сероводород.



Как видно из приведенного уравнения, фотосинтез у этих бактерий не сопровождается выделением свободного кислорода, поэтому он носит название *бескислородного*, или *аноксигенного*, фотосинтеза.

Микроорганизмы принимают активное участие и в других превращениях соединений серы. *Тионовые бактерии* окисляют сульфиды в сульфаты, а *десульфурierende бактерии*, напротив, восстанавливают сульфат в сульфид.

Соединение серы со степенью окисления -2 — *сероводород* H_2S — в природе образуется при гниении в результате деятельности бактерий. Сероводород высокотоксичен, прежде всего из-за способности прочно связываться с катионами меди, входящими в состав ферментов дыхательной цепи. Замещение атома водорода органическими радикалами (R) в молекуле сероводорода приводит к появлению *тиоспиртов* (R-SH) или *тиоэфиров* (R-S-R).

Важные функции в биологических системах выполняет сульфгидрильная группа -SH, входящая в состав белков и некоторых других соединений.

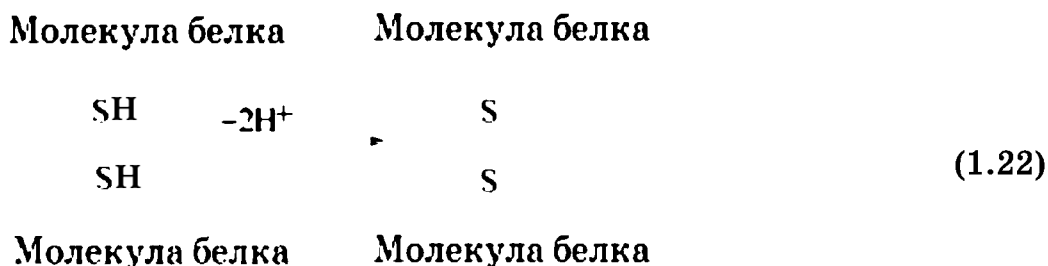
Во-первых, группа -SH прочно связывается с катионами многих металлов, образуя *металлопротеины*, играющие роль ферментов. Во-вторых, соединения с группой -SH являются сильными восстановителями, и поэтому они выполняют защитную функцию, предохраняя клетку от действия окислителей (т. е. служат *антиоксидантами*).

Если принять во внимание, что очень сильными окислителями являются *пероксид водорода* и *супероксид-анион-радикал*, образующиеся при воздействии γ -радиации (уравнения реакций (1.6), (1.11)), то станет понятна роль SH-соединений как *радиопротекторов*. Так называют соединения, которые защищают клетку от повреждающего действия радиации. К таким соединениям принадлежит, например, *дигидролипоевая кислота*, входящая в состав ферментов-оксидаз (1.21).



Соединениями с ярко выраженными радиопротекторными свойствами богаты, например, клетки бактерий, выделенные из горячих радиоактивных источников в Японии. Им присвоили вполне объяснимое название *рубробактер радиотолеранс* (*Rubrobacter radiotolerans*) — от *lat. tolerantia* (терпение).

В составе белковых молекул группы -SH играют важную роль: подвергаясь окислению, они участвуют в образовании дисульфидных мостиков -S-S-:



В результате окисления молекула белка приобретает иную пространственную структуру (*конформацию*). Особенно много дисульфидных мостиков в белках волос, шерсти, ногтей, а также в нервной ткани, в хрящах и костях. Связи -S-S- придают белковым молекулам этих веществ необходимую жёсткость.

Соединения, имеющие структурную формулу R-SH, носят общее название *меркаптанов*. Простейшие предельные меркаптаны — это газы, обладающие отвратительным запахом, который взяли на вооружение некоторые животные. На-

пример, меркаптаны — основные компоненты отпугивающего секрета *скупса* — хищного млекопитающего, обитающего в Северной Америке. Человек также иногда использует «аромат» меркаптанов: их добавляют в качестве сигнального вещества к бытовому газу, что позволяет быстро обнаружить его утечку.

ПРОЧИЕ БИОГЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ-НЕМЕТАЛЛЫ

Селен (Se)

Химический элемент 4-го периода VI группы Периодической системы, мало распространенный в природе ($5 \cdot 10^{-6}\%$ от массы земной коры). В отличие от серы, с которой селен сходен по химическим свойствам, этот элемент содержится в биологических объектах в микроколичествах. Например, концентрация селена в плазме крови человека — не выше $4 \cdot 10^{-8}$ ммоль/л.

Селен был открыт в 1817 г. шведским химиком и минералогом Йёнсом Берцелиусом, который в содружестве с Готлибом Ганом обнаружил неизвестный металл, очень похожий по своим свойствам на теллур, открытый до этого немецким химиком Мартином Клапротом. Берцелиусу пришлось провести большое сравнительное исследование реакций селена и теллура для установления различий между этими элементами. В соответствии с этой аналогией химик назвал элемент селеном от *греч.* — Луна (теллур по-латыни означает Земля). Таким образом, название селен как бы подчеркивает, что этот элемент — спутник теллура, подобно тому, как Луна — спутник Земли.

Являясь аналогом серы, селен замещает её в составе группы $-SH$ и в дисульфидных мостиках $-S-S-$. Так, у растений и грибов, произрастающих на почвах, богатых селеном, этот элемент замещает серу в молекуле серосодержащей аминокислоты *цистеине*. Присутствие Se-цистеина обнаружено, например, в растениях пшеницы, астрагала, паслёна, клевера, лука и чеснока, в грибах рода *аманита* (*Amanita*) — в бледной поганке и мухоморе, а также в клетках бактерий.

Подобно сере, селен выполняет в организме защитную функцию. Он предохраняет белки от действия сильных окислителей (пероксида водорода), а также от катионов тяжёлых металлов — ртути и кадмия. Известны также производные селена, обладающие радиозащитным (радиопротекторным) действием. В то же время доказано, что селен оказывает повреждающее действие на опухолевые клетки, в связи с чем его соединения рассматривают как потенциальные *антиканцерогены*.

Селен обнаружен в сетчатке глаза человека и животных (млекопитающих и птиц). Примечательно, что у орлов, отличающихся острым зрением, содержание селена в сетчатке в 100 раз выше, чем у человека.

Недостаток селена приводит к возникновению у животных некрозов печени (*алиментарный гепатит*), а также к мышечной дистрофии (*беломышечная болезнь*). В ветеринарии для профилактики этих болезней используют селенит натрия Na_2SeO_3 .

С недостатком селена в организме человека связывают возникновение некоторых болезней сердечно-сосудистой системы. В некоторых регионах России у населения часто встречается *селенодефицитность*. К таким регионам отнесены Забайкальский край, Карелия, Ярославская область.

Между тем в больших дозах (5–10 мг в 1 кг пищи) селен и его соединения для организма ядовиты. У животных избыток селена вызывает задержку роста и развития, связанную с угнетением тканевого дыхания и работой некоторых окислительно-восстановительных ферментов. У людей отравление селеном сопровождается раздражительностью, исхуданием, головными болями, повышенной мышечной возбудимостью. Характерный признак отравления селеном — резкий чесночный запах изо рта вследствие образования *селенистого метила* ($\text{H}_3\text{C-Se-CH}_3$).

Бор (В)

Химический элемент 2-го периода III группы Периодической системы, содержание его в земной коре $3 \cdot 10^{-4}\%$ по массе. В природе бор встречается в виде буры $\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$, природной борной кислоты H_3BO_3 и некоторых других соединений.

Этот элемент впервые выделили в 1808 г. французские химики Жозеф Гей-Люссак и Луи Тенар при нагревании борного ангидрида с металлическим калием в медной трубке. Природные соединения бора, главным образом бура, известны с раннего Средневековья. Название «бор» происходит от арабского «бурак» — бура. Бура ввозилась в Европу из Тибета и употреблялась для пайки металлов, особенно золота и серебра. В русской литературе слово «бура» встречается в рецептурных сборниках XVII–XVIII вв.

В организме животного и человека бор не образует биоорганических соединений, однако оказывает существенное влияние на активность *парат-гормона*, от которого зависит обмен Са, Mg и Р. Поэтому бор важен для формирования костной ткани, способствует ее минерализации. Дефицит бора в организме проявляется нарушениями в развитии скелета, снижением иммунитета, нарушением обмена веществ в соединительной ткани. Кроме того, дефицит этого элемента сильно тормозит новообразование нуклеиновых кислот.

Физиологическая роль бора очень заметно проявляется в растениях, что связано с его влиянием на активность *фитогормонов* (*ауксинов, цитокининов и гиббереллинов*). Бор образует с моносахаридами борорганические соединения (бораты), в форме которых углеводы транспортируются по растению. Дефицит этого элемента препятствует нормальному опылению цветков и завязыванию плодов, оттоку сахаров из листьев в другие органы растения, в результате чего точки роста стебля или корня отмирают. Напротив, хорошая обеспеченность бором заметно повышает устойчивость растений к бактериальным и грибковым болезням, способствует развитию плодов, а также снижает потери клубней, луковиц, корнеплодов в зимний период.

Борную кислоту H_3BO_3 (в виде спиртового раствора) довольно часто используют в качестве наружного антисептического средства, поскольку она подавляет развитие бактерий. Между тем при всасывании с поврежденной кожи большого количества H_3BO_3 может наступить отравление организма, связанное с накоплением бора в тканях мозга, печени или в жировой ткани.

Кремний (Si)

Химический элемент 3-го периода IV группы Периодической системы, второй по распространенности после кислорода элемент (29,5% от массы земной коры),

один из главных элементов неживой природы. Его соединения — силикаты и алюмосиликаты — составляют 75% массы земной коры.

Как самостоятельный химический элемент кремний был открыт в 1823 г. шведским химиком Й. Берцелиусом при взаимодействии паров фтористого кремния и калия. До Й. Берцелиуса Ж. Л. Гей-Люссак и некоторые ученые также получали кремний, но с примесями других элементов. Кристаллический кремний получил в 1855 г. французский физик и химик Анри Сент-Клер Девиля. Название «силиций» происходит от *лат.* силекс — крепкий, кремень.

Русское название «кремний», которое происходит от древнеславянских слов «кремень» (название камня), «крепкий», «кресати» (ударять железом о камень для получения искр), дал в 1834 г. русский химик, один из основоположников термохимии, академик Петербургской академии наук Герман Иванович Гессе.

Довольно много кремния содержат некоторые растения и животные (см. рис. 1). Так, диатомовые водоросли, которые являются существенным компонентом фитопланктона, обладают панцирем, образованным диоксидом кремния SiO_2 . Расчеты показывают, что современные диатомовые водоросли ежегодно поглощают из Мирового океана до $150 \cdot 10^9$ т кремния. Отмирая, клетки этих водорослей оседают на дно водоемов, где постепенно формируют слой осадков, называемых диатомитами. В России такие залежи находятся в Поволжье, Приморском крае, на Урале, Кавказе и Сахалине.

Кремний встречается в организме некоторых беспозвоночных животных, например губок и моллюсков, а также в тканях позвоночных животных и человека.

В форме эфиров кремниевой кислоты этот элемент участвует в «сшивке» полисахаридных цепей. Особенно богаты кремнием ткани трахей, сухожилий, крупных кровеносных сосудов, что придает им прочность и упругость.

В случае дефицита кремния его замещает кальций, основной структурный элемент костной ткани. Сосуды и другие ткани при этом теряют свою эластичность и частично утрачивают свойственные им функции, что приводит к заболеваниям. Ежедневная потребность человека в кремнии составляет 20–30 мг.

Кремний положительно влияет также на урожайность и устойчивость к вредителям и болезням картофеля, лука, льна, ячменя и других сельскохозяйственных культур. На основе диоксида кремния российскими учёными разработан препарат «Экост» — эффективный стимулятор роста и развития растений.

Фтор, хлор, бром и йод (F, Cl, Br и I)

В природе эти химические элементы находятся в виде солей, что определяет их общее название галогены (от *греч.* галс — соль, генес — рождающий, рождённый).

Фтор — это химический элемент 2-го периода VII группы Периодической системы, довольно широко распространённый в природе (содержание в земной коре 6,25% от общей массы). Основной его минерал — это плавиковый шпат, или флюорит CaF_2 .

Химики и ремесленники, по-видимому, познакомились с соединениями фтора не позднее XVII в. Они использовали плавиковый шпат в смеси с серной кислотой для вытравливания узоров на стеклянных бокалах. Однако в то время природа плавикового шпата и плавиковой кислоты была совершенно неизвестна. Получить свободный фтор в виде газа желто-зеленого цвета удалось в 1886 г. француз-

скому химику Анри Муассану. За это открытие в 1906 г. он был удостоен Нобелевской премии.

Так как фтор является необычайно агрессивным газом, Муассану пришлось преодолеть множество затруднений, прежде чем он нашел материал, пригодный для аппаратуры в опытах со фтором. U-образная трубка для электролиза фтористоводородной (плавиковой) кислоты была сделана из платины с пробками из плавикового шпата. Принимая во внимание сильное разъедающее действие плавиковой кислоты на стекло, а также на растительные и животные ткани, французский физик и химик Андре Ампер предложил назвать элемент, содержащийся в ней, фтором (от *греч.* — разрушение, гибель, мор, чума).

Фтор относится к микроэлементам, его содержание в организме позвоночных животных и человека составляет несколько миллиграммов. Основная часть фтора концентрируется в зубах, в меньшей степени — в костях и ногтях. В состав зубов фтор входит в форме малорастворимого фторапатита $\text{Ca}_5\text{F}(\text{PO}_4)_3$, что главным образом и определяет его значение для позвоночных животных и человека. Дефицит этого элемента — одна из основных причин возникновения *кариеса зубов*.

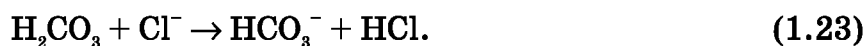
Напротив, избыток фтора в организме вызывает заболевание, называемое *флуорозом*: больной испытывает слабость, судороги, головную боль, ощущение жара, зуда, общее истощение. На поздних стадиях отравления фтором наблюдается поражение почек, печени, сердечно-сосудистая недостаточность. Избыточное накопление $\text{Ca}_5\text{F}(\text{PO}_4)_3$ нарушает подвижность суставов и грудной клетки, а патологические изменения в костях становятся необратимыми.

Хлор — это химический элемент 3-го периода VII группы Периодической системы, его содержание в земной коре составляет $1,7 \cdot 10^{-2}\%$. Хлор встречается в виде минералов, среди которых наиболее распространены галит NaCl (каменная соль), сильвин KCl , сильвинит $\text{KCl} \cdot \text{NaCl}$.

Соединения хлора, прежде всего поваренная соль, нашатырь, а позднее — соляная кислота были известны очень давно. В конце XVI в. соляную кислоту в небольших количествах получали для алхимических и ремесленных целей путем перегонки смеси поваренной соли, железного купороса, квасцов и т. д. Более подробно соляная кислота описана немецким химиком Иоганом Глаубером в 1648 г., он же разработал способ получения чистой кислоты из смеси поваренной соли с серной кислотой.

Хлор был получен в 1774 г. шведским химиком К. Шееле, описавшим его выделение при взаимодействии оксида марганца с соляной кислотой. Ранее (1772) соединение хлора с водородом — газообразный хлороводород был получен Дж. Пристли. Английский химик Гемфри Дэви, также получивший хлор, предложил для газа желто-зеленого цвета название «хлорин» (*греч.* — желто-зеленый). В 1812 г. Ж. Л. Гей-Люссак предложил изменить название газа на «хлор», после чего оно стало общепринятым во всех странах.

В биологических средах этот элемент присутствует в виде хлорид-иона Cl^- , который играет важную роль в поддержании осмотического давления плазмы крови. Хлорид натрия NaCl необходим для синтеза соляной кислоты стенками желудка:



Содержащие хлор биомолекулы у высших организмов не обнаружены, однако актинобактерии рода *стрептомицес* (*Streptomyces*) синтезируют хлорсодержащие антибиотики, например *левомицетин* (продуцент *Streptomyces venezuelae*) и *клиндамицин* (*Str. lincolnensis*). Свободный хлор Cl_2 играет важную роль в реакциях иммунитета организма (уравнение реакции (1.8)).

Молекулярный хлор (Cl_2) принадлежит к категории ядовитых веществ удушающего действия. Он действует раздражающе на слизистые оболочки дыхательных путей и глаз, а концентрация хлора 2,5 мг в 1 л воздуха может уже через 30 мин вызвать остановку дыхания и гибель организма.

Бром — это химический элемент 4-го периода VII группы Периодической системы. Среди растений активно накапливают бром бобовые и особенно морские водоросли. Морская вода — главный источник брома.

Бром впервые был получен в 1825 г. Карлом Якобом Лёвихом — студентом Гейдельбергского университета, работавшим у химика Леопольда Гмелина. Лёвих выделил бром из воды источника в немецком городе Бад-Кройцнахе (земля Рейнланд-Пфальц), воздействуя на нее хлором. Независимо от него французский химик Антуан Балар в 1826 г. описал тяжелую темно-бурую жидкость, полученную из золы морских водорослей, которую он признал новым элементарным веществом. Новый элемент называли бромом (от *греч.* — зловонный). Это название (с языковыми особенностями) было принято во всех странах.

У высших животных и человека бром концентрируется в железах внутренней секреции, в первую очередь в гипофизе. Обнаружено, что передняя часть гипофиза выделяет особый гормон, содержащий бром. Этот гормон играет роль в явлениях торможения в больших полушариях мозга: во время сна содержание брома в гипофизе увеличивается почти в 2 раза.

Хорошо изучено действие бромид-иона Br^- на центральную нервную систему: он оказывает успокаивающее действие при повышенной возбудимости. Происходит улучшение баланса процессов возбуждения и торможения, особенно в стрессовых ситуациях.

Вместе с тем свободный (молекулярный) бром является ядовитым для человека и животных. Бром очень медленно выводится из организма, что связано с малой проницаемостью клеточных мембран для иона Br^- . Поэтому превышение дозировки при лечении препаратами брома может привести к хроническому отравлению этим элементом, так называемому *бромизму*.

Йод — это химический элемент 5-го периода VII группы Периодической системы, достаточно редкий (его запасы в земной коре $4 \cdot 10^{-5}\%$ по массе). Больше всего йода сосредоточено в водах Мирового океана, но концентрация его там невысока.

Этот элемент впервые был получен французским фабрикантом мыла и селитры Бернаром Куртуа в 1811 г. реакцией серной кислоты с раствором золы морских водорослей. Во Франции и других странах с давних пор из морских водорослей получали золу, раствор которой сильно разъедал медные котлы, в которых проводилось выпаривание. Желая выяснить причину этого, Куртуа стал добавлять к раствору различные реагенты и заметил, что в некоторых случаях образуются тяжелые фиолетовые пары, принадлежащие, по-видимому, какому-то неизвестному веществу. В 1813 г. Гей-Люссак исследовал новое вещество и дал ему название йод (от *греч.* темно-синий, фиалковый).

Соединения йода способны накапливать морские водоросли. Самые известные из них — это бурые водоросли *ламинария*, или *морская капуста*, и *фукус пузырчатый* (см. рис. 4).

Количество йода в организме человека составляет около 25 мг. Более половины этого количества находится в щитовидной железе в виде йодсодержащих гормонов. Помимо щитовидной железы, значительное количество йода содержат кора надпочечников, печень, селезёнка и лёгкие.

Понижение активности щитовидной железы, связанное с недостатком йода в пище и питьевой воде, служит причиной болезни — *эндемического зоба*. Риск развития заболеваний, обусловленных дефицитом йода, имеют более 1,5 млрд жителей Земли, а 650 млн людей уже страдают эндемическим зобом.

Термин «эндемический» указывает на приуроченность заболевания к определённым географическим районам, которые отличаются низким содержанием йода в почвах, водах и растительной продукции, в том числе в кормах для животных. В России это в первую очередь Республика Карелия, Прибайкалье, Иркутская область, Республика Марий Эл и некоторые другие.

Очень чувствительны к недостатку йода сельскохозяйственные животные — млекопитающие и птицы. У коров при дефиците йода понижается плодовитость, у овец наблюдается резкое отставание в росте, у птиц снижается яйценоскость. Для предупреждения йодной недостаточности в пищевые продукты и корма животных добавляют небольшое количество этого элемента (15–20 мг NaI или KI к 1 кг поваренной соли).

Препараты йода как антисептики в медицинской практике начали применять ещё во второй половине XIX в. В наши дни настойка йода (5%-ный спиртовой раствор) — обязательная принадлежность любой аптечки. Но, пользуясь йодом, необходимо помнить, что в больших дозах он вызывает ожоги и отравления. При длительном применении препаратов йода может наступить явление *йодизма* — воспаление слизистых оболочек носа, гортани, лобных пазух, опухание миндалин и слюнных желез. Больной страдает повышенной нервной возбудимостью, бессонницей, истощением организма.

Ещё большую опасность для организма представляет радиоактивный изотоп йод-131 (^{131}I), который является β - и γ -излучателем с периодом полураспада 8,14 дня. Загрязнение среды этим изотопом может наблюдаться, например, при нарушении правил утилизации радиоактивных отходов. Его биологическое действие обусловлено избирательным облучением щитовидной железы и повреждением её тканей. При больших дозах ^{131}I у животных и человека наблюдаются симптомы лучевой болезни, затрагивающие также парашитовидные, а иногда и слюнные железы.

БИОГЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ-МЕТАЛЛЫ

Железо (Fe)

Химический элемент 4-го периода VIII группы Периодической системы, по запасам в земной коре занимает четвёртое место после кислорода, кремния и алюминия. Важнейший источник железа — это минералы магнетит Fe_3O_4 , пирит FeS , гематит Fe_2O_3 и сидерит FeCO_3 .

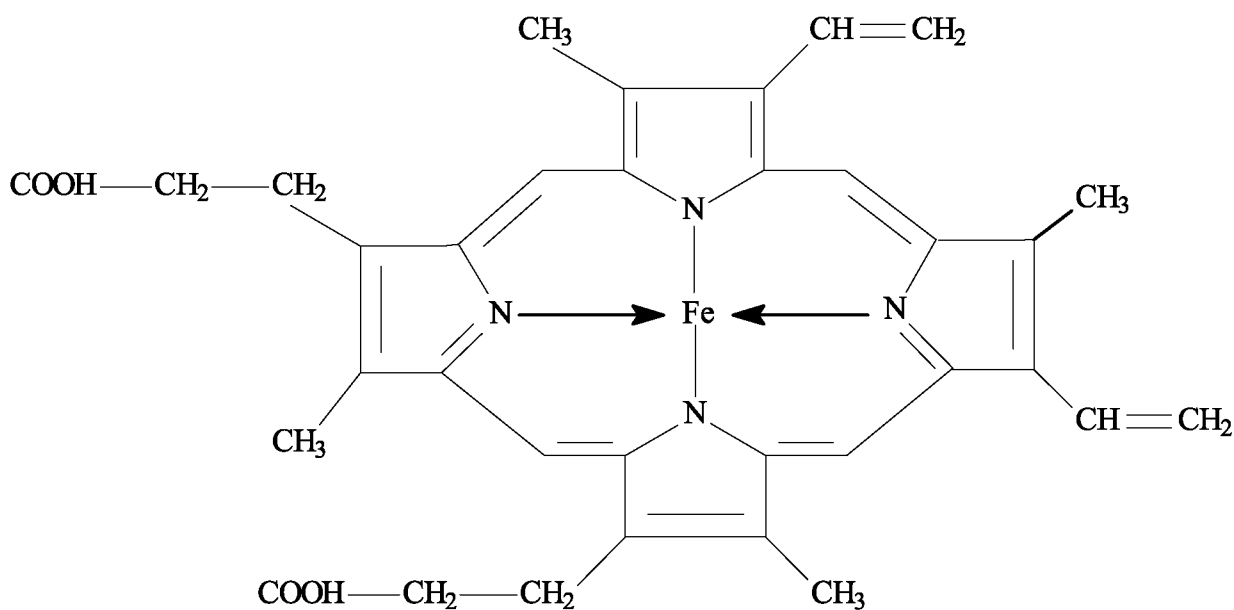
Железо как инструментальный материал известно с древнейших времён. Самые древние изделия из железа, найденные при археологических раскопках, датируются IV в. и относятся к древнешумерской и древнеегипетской цивилизациям.

Железо — один из семи металлов древности. Весьма вероятно, что человек познакомился с железом метеоритного происхождения раньше, чем с другими металлами. Метеоритное железо обычно легко отличить от земного, так как в нем почти всегда содержится от 5 до 30% никеля. Латинское название железа «феррум», ставшее международным, принято у романских народов; оно, вероятно, связано с греко-латинским «фарс» (быть твердым).

В биологических средах железо, как правило, проявляет степень окисления +2 или +3, образуя комплексы с биоорганическими молекулами.

Железосодержащие комплексы организма ответственны за транспорт и хранение кислорода, за перенос электронов в окислительно-восстановительных реакциях и другие ключевые биохимические процессы.

Одни из наиболее известных соединений Fe(II) — это дыхательный пигмент крови *гемоглобин* и находящийся в мышцах белок *миоглобин*. В молекулах гемоглобина и миоглобина железо находится в центре комплексного соединения, называемого *гемом* (1.24); химическое строение гема рассмотрено в разделе 2.



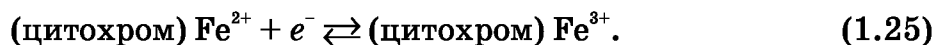
(1.24)

В эритроцитах кольчатых червей кислород запасает другое соединение железа, не имеющее гемовой природы, — *гемэритрин*. В молекуле этого белка, состоящего из 113 аминокислот, присутствуют атомы Fe (III), связанные с атомами серы полипептидной цепи.

Роль переносчика железа в организме человека и высших животных выполняют белки *трансферрины*, которые доставляют обломки молекул гемоглобина из клеток печени и селезёнки в костный мозг, где вновь осуществляется синтез гемоглобина. Функцию накопления железа в тканях печени, селезёнки и костного мозга выполняют другие белки — *ферритины*.

Железо в виде Fe (II) и Fe (III) входит в состав окислительно-восстановительных ферментов, выполняющих важнейшие функции в организме. Широко распространены в биологических системах дыхательные ферменты *цитохромоксидазы*. Они обнаружены во всех организмах, за исключением строго анаэробных бактерий.

Принцип действия этих ферментов состоит в переносе электронов в результате обратимого изменения валентности атома железа:



В хлоропластах растений, а также у ряда фотосинтезирующих бактерий открыты переносчики электронов, получившие название *ферридоксинов*. Эти белки, содержащие атомы железа, необходимы для процессов фотосинтеза, фиксации молекулярного азота, восстановления протонов H^{+} до H_2 и для других биохимических превращений.

Железо входит в состав и таких важнейших окислительно-восстановительных ферментов, как *каталаза* и *пероксидаза* (уравнения реакции (1.9), (1.10)). В этих ферментах, так же как в гемоглобине, миоглобине и цитохромоксидазе, железо присутствует в составе гема.

Дефицит железа приводит к расстройству ключевых функций организма. У животных и человека при дефиците железа нарушается снабжение тканей организма кислородом и его усвоение, возникает болезнь, называемая *железодефицитной анемией*.

Недостаток железа у растений обуславливает появление хлороза (жёлтой окраски) в первую очередь молодых листьев, на деревьях засыхают побеги, снижается общая продуктивность и устойчивость растений к болезням.

Медь (Cu)

Химический элемент 4-го периода I группы Периодической системы, содержание которого в земной коре составляет $4,7 \cdot 10^{-3}\%$ по массе. Встречается в составе более чем 170 минералов, среди которых наиболее известны медный колчедан, или халькопирит, CuFeS_2 , халькозин Cu_2S , ковелин Cu_5FeS_4 и др.

Медь — один из первых металлов, которые человек стал применять для технических целей. Периоды использования меди и бронзы ознаменовали целые эпохи культурного развития человечества — медный век и бронзовый век. Древнейшие изделия, по-видимому, из самородной меди, найденные в Египте, относятся к VI тысячелетию до н. э. Позднее египтяне стали добывать медь из ее окисных руд (бирюзы, малахита и др.). Одни из самых древних изделий из меди, а также свидетельства выплавки ее из руд найдены на территории Турции, при раскопках поселения Чатал-Гююк. Медный век, когда значительное распространение получили медные предметы, следует во всемирной истории за каменным веком.

Латинское название меди «купрум» произошло от названия острова Кипр, где уже в III в. до н. э. существовали медные рудники и производилась выплавка меди. Этот металл встречается в природе в самородном виде чаще, чем золото, серебро и железо.

Медь — это жизненно важный микроэлемент, необходимый растениям, животным и микроорганизмам. Медь входит в состав многих окислительно-восстановительных ферментов и активирует процессы биологического окисления в тканях.

Своеобразным депо меди для синтеза этих ферментов служит особый Cu^{2+} -содержащий белок *митохондриокупреин*, находящийся в митохондриях клеток.

В крови моллюсков, паукообразных и ракообразных обнаружены особые медьсодержащие белки *гемоцианины*. В организме этих беспозвоночных они обеспечивают транспорт кислорода, поэтому их можно считать аналогами гемоглобина крови высших животных и человека.

Наряду с железом медь входит в состав окислительно-восстановительных ферментов *нитритредуктазы* и *гипонитритредуктазы*. Эти ферменты активируют в растениях и микроорганизмах (грибах и бактериях) поэтапное восстановление нитратного азота. Таким образом, от работы этих ферментов зависит усвоение растениями и микроорганизмами важнейшего биогенного элемента — азота.

Содержащий медь фермент *полифенолоксидаза* регулирует активность в растениях гормонов роста и развития — *ауксинов*. В растениях до 75% меди концентрируется в хлоропластах, где сосредоточен белок синего цвета *пластоцианин*, содержащий медь. Этот белок активно участвует в транспорте электронов при фотосинтезе.

Значение Cu^{2+} в жизни растений учитывают при их выращивании на бедных медью торфянистых и песчаных почвах. Для устранения дефицита этого микроэлемента вносят удобрение *медный купорос* ($\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$).

Недостаток меди у растений приводит к пожелтению молодых листьев, они теряют упругость, а в жаркую погоду увядают; задерживается образование стеблей, плодов и семян. Медное голодание усиливается при обилии в почве азота, а также железа Fe (II), которое служит физиологическим антагонистом меди.

В то же время в больших дозах медь токсична, особенно для грибов и бактерий. На этом её свойстве основано применение медного купороса (1–3%-ного водного раствора) в качестве дезинфицирующего средства. На протяжении более 200 лет садоводы всего мира применяют для борьбы с грибными и бактериальными болезнями растений *бордоскую жидкость*, которая содержит основную сернокислую медь $\text{CuSO}_4 \cdot 3\text{Cu}(\text{OH})_2$. В отличие от медного купороса, бордоская жидкость имеет нейтральную реакцию и не вызывает ожогов растений.

У человека и высших животных (млекопитающих и птиц) особенно большое количество меди содержится в печени и селезёнке. Например, в печени коровы найдено до 30 мг меди на 1000 мг свежего органа, в печени телят — до 45 мг. В крови её содержание в норме не превышает 2 мг в 1 л, но заметно увеличивается при беременности и инфекционных заболеваниях, что рассматривается как защитная реакция организма, направленная на обезвреживание токсинов.

Дефицит меди в организме человека может привести к заболеваниям: *анемии*, *циррозу печени*, *эмфиземе лёгких*. Вместе с тем поступление в организм человека большого количества меди приводит к отравлению, которое сопровождается ослаблением дыхания и сердечной деятельности, коматозным состоянием.

Недостаток меди в кормах животных (крупного рогатого скота, овец) вызывает угнетение их роста и развития. Нарушаются функции нервной, мышечной и кровеносной систем, а также половая активность и репродуктивность.

Цинк (Zn)

Химический элемент 4-го периода II группы Периодической системы, относится к числу элементов средней распространенности ($8,3 \cdot 10^{-3}\%$ от общей массы земной коры). В природе встречается в виде сфалерита, или цинковой обманки ZnS , и некоторых других минералов.

Сплав меди с цинком — латунь — была известна еще до начала нашей эры, но металлического цинка (в отличие от меди) древние люди не знали. О латуни упоминают многие авторы, в том числе Аристотель, который рассказывает о производстве латуни в стране. Производство латуни в Древнем мире восходит, вероятно, ко II в. до н. э., а в Европе (во Франции) оно началось около 1400 г.

Производство металлического цинка, вероятно, зародилось в Индии около XII в. В Европу в XVI–XVIII вв. ввозился индийский и китайский цинк. Состав соединений цинка оставался неизученным вплоть до XVIII в., хотя некоторые из них, например, белый купорос (сульфат цинка), использовали для получения латуни, добавляя к расплаву меди вместе с порошком угля. В 1721 г. саксонский металлург Иоганн Генкель (учитель М. В. Ломоносова) более подробно описал цинк, его некоторые минералы и соединения. О происхождении слова «цинк» существует несколько предположений. Некоторые считают, что оно связано с персидским «ченг», означающим камни. По другой версии элемент ведет свое название от немецкого слова «цинке», означающего зубец (кристаллиты металлического цинка похожи на иглы).

В биологических средах цинк входит в состав более чем 100 соединений, среди которых — важнейшие ферменты *α -амилаза, фруктозо-1,6-дифосфатаза, карбоксипептидаза и карбоангидраза*.

Фермент α -амилаза (или *гликогеназа*) содержится в слюне, в пищеварительном соке, выделяемом поджелудочной железой, в плесневых грибах, в прорастающих зёрнах пшеницы, ржи, ячменя. Амилаза ускоряет распад крахмала на дисахарид мальтозу. Другой важный фермент, участвующий в метаболизме углеводов, это фруктозо-1,6-дифосфатаза. Роль этого фермента заключается в регулировании содержания *фруктозо-1,6-дифосфата* — ключевого продукта распада углеводов в животных, растениях и микроорганизмах (раздел 2, гл. 1).

Цинк в виде двух атомов Zn^{2+} участвует в формировании гормона *инсулина*, вырабатываемого поджелудочной железой. Роль этого гормона исключительно важна в углеводном обмене, а его недостаточный уровень в организме животного или человека приводит к заболеванию — *сахарному диабету*.

Содержащий Zn^{2+} фермент *карбоксипептидаза* катализирует распад молекулы белка или иного пептида. При этом происходит расщепление пептидной связи, которая находится рядом со свободной карбоксильной группой $-COOH$:



Другой широко распространённый в организмах Zn-содержащий фермент — это *карбоангидраза*, физиологическая роль которого заключается в быстром обратимом расщеплении угольной кислоты:



В организме животного и человека благодаря этому ферменту происходит быстрая гидратация в тканях CO_2 , образующегося при дыхании, и его последующая дегидратация в лёгких. Карбоангидраза человека — это один из самых быстроработающих ферментов: за 1 с он обеспечивает соединение с водой 600 тыс. молекул CO_2 .

Цинк играет важную роль и в других ключевых процессах обмена веществ в организме. Наряду с другими металлами (Cu, Fe, Mn, Co, Ni) он непосредственно участвует в поддержании вторичной и третичной структуры ДНК и РНК, а также в работе ферментов *ДНК-полимеразы* и *обратной транскриптазы*.

Недостаток цинка в организме животного приводит к задержке роста, нарушению формирования шерсти и функций половых желез. В то же время такие соединения цинка, как ZnO , ZnCl_2 , ZnSO_4 , для человека и животных в больших количествах ядовиты. Отравление цинком сопровождается головной болью, расстройством аппетита, анемией, исхуданием, сердечными расстройствами и почечной недостаточностью.

Цинковое голодание у растений обуславливает пожелтение и пятнистость листьев, угнетение цветения и плодоношения.

Магний (Mg)

Химический элемент 4-го периода II группы Периодической системы, его содержание в земной коре составляет около 2%.

Минералы, содержащие магний, были известны с глубокой древности (доломит, тальк, асбест, нефрит и др.) и уже тогда находили широкое применение. Однако их считали не индивидуальными веществами, а видоизменениями других, более известных минералов, чаще всего извести. Название «магнезия» происходит, вероятно, от названия города в гористой местности Фессалии — Магнисия. Магнесийским камнем, или магнетисом, называли минералы и руды темной и темно-коричневой окраски, а в дальнейшем и другие минералы.

Установить тот факт, что в магнийсодержащих минералах и солях присутствует особое металлическое основание, помогли исследования минеральной воды Эпсомского источника в Англии, открытого в 1618 г. В 1808 г. английский химик Г. Дэви, подвергая белую магнезию в смеси с ртутью электролизу, получил амальгаму — сплав магния с ртутью, а в чистом виде этот металл был получен французским химиком Антуаном Бюсси в 1829 г.

Магний играет исключительно важную роль в поддержании жизни на Земле. Его катион Mg^{2+} входит в состав *хлорофилла* (формула (2.27)) — фотопигмента, который является связующим звеном между энергией Солнца и биосферой Земли.

Кроме того, этот металл активизирует ключевые ферменты обмена нуклеиновых кислот — *ДНК-полимеразу*, *РНК-полимеразу* и др.

Незаменима роль Mg^{2+} и в процессах синтеза белка. Магний находится в рибосомах в связанном с белками и нуклеиновыми кислотами состоянии и регулирует работу этих важнейших органелл клетки. Рибосомы стабильны лишь при концентрации Mg^{2+} , близкой к 0,001 М. При понижении концентрации этого катиона до 0,0001 М рибосомы распадаются на субчастицы и синтез белка прерывается. Напротив, при повышении содержания Mg^{2+} до 0,01 М рибосомы слипаются в более крупные агрегаты. Повышенная концентрация магния в биологических средах увеличивает число ошибок при считывании кода белкового синтеза (генетического кода).

Ионы магния входят в комплекс сократительного белка мышц *миозина* и АТФ. Активируя распад макроэргических связей АТФ, они способствуют освобождению энергии, необходимой для мышечных сокращений.

Среди животных особенно много магния содержат известковые губки, моллюски (до 4%) и фораминиферы (до 3,5%), а среди растений — морские водоросли (3%).

Недостаток магния в кормах животных приводит к *травяной тетании*. Так называется болезнь, которая выражается в нарушении важнейших функций организма и сопровождается мышечными судорогами и остановкой роста конечностей.

Избыток магния также неблагоприятен для организма, поскольку Mg^{2+} служит физиологическим антагонистом другого двухвалентного катиона — Ca^{2+} . При длительном поступлении в организм Mg^{2+} вытесняет Ca^{2+} , а нарушение равновесия между этими катионами может привести к заболеванию *рахитом*.

Среди культурных растений особенно часто от недостатка магния страдают картофель, кукуруза, свёкла, рожь, овёс, яблоня и смородина. Окраска растений становится жёлтой, красной или фиолетовой, между жилками листьев ткань вначале буреет, а позднее отмирает.

Кальций (Ca)

Химический элемент 4-го периода II группы Периодической системы, один из самых важных элементов неживой природы. Он составляет около 3% массы земной коры и формирует сотни различных минералов и горных пород.

Название «кальций» произошло от латинского слова «калькс», которым называли известковый камень, мел, но чаще всего строительный раствор на основе извести. Древние авторы — Плиний, Диоскорид, Витрувий и другие — употребляли это слово, описывая процессы обжигания известкового камня, гашения извести и получения строительных растворов.

Элементарный кальций был получен английским химиком Г. Дэви в 1808 г. Сначала он пытался разложить известь путем электролиза на воздухе и под слоем нефти, затем прокаливал известь с металлическим калием в трубке и производил другие опыты. Наконец, в приборе с ртутным катодом он получил электролизом извести амальгаму, а из нее металлический кальций. Вскоре этот способ получения металла был усовершенствован шведским химиком Й. Берцелиусом.

Роль кальция в биологических системах очень важна: карбонат кальция $CaCO_3$ входит в состав кораллов, раковин моллюсков, панцирей морских ежей, скелетов микроорганизмов, минеральной части костной ткани позвоночных животных и человека.

Большое количество кальция извлекают из воды цианобактерии, откладывая зернышки кальцита в слизистых чехлах своих нитей. Постепенно отмирая, они оставляют после себя корочку известкового вещества.

За многие тысячелетия бактерии, процветавшие в кембрийских морях 65 млн лет назад, образовали толщи известняка мощностью в сотни метров, простирающиеся на километры. Такие образования, называемые *строматолитами*, достигают особенно большой мощности в Австралии. Встречаются они и на Урале, в Восточной Сибири, на хребте Алатау и на Чукотке. Знакомый нам писчий мел — это скопление известковых раковин фораминифер, а также частиц известкового панциря золотистых водорослей кокколитофорид (см. рис. 2).

Роль малорастворимых фосфорнокислых солей кальция в формировании минеральной части костной ткани мы обсуждали выше. В организме взрослого человека содержание Са превышает 1 кг, а растворимые и нерастворимые соединения этого металла находятся в динамическом равновесии: в среднем каждые 7 лет костная ткань полностью обновляется. В составе костной ткани кальций могут замещать другие металлы II группы Периодической системы (магний, бериллий, кадмий и стронций).

Кальций играет важную роль в обмене не только минеральных, но и биоорганических соединений. Так, Ca^{2+} активирует распад липидов путем повышения активности соответствующих ферментов липидного обмена. Поддерживая структуру важного фермента распада крахмала — α -амилазы, кальций участвует в диссимилиации углеводов. Ионам Ca^{2+} принадлежит центральная роль в функционировании сократительных белков (уравнение (2.56)) и в регуляции проницаемости клеточных мембран. Катионы кальция участвуют и в водном обмене, поскольку они обладают положительной гидратацией (усиливают связывание молекул воды).

Среди бактерий довольно широко распространены термофильные организмы, для которых оптимальной является температура среды обитания 70–80°C. Высокая выносливость этих организмов обусловлена присутствием в их клетках катионов Ca^{2+} , предотвращающих раскручивание, а следовательно, денатурацию белковых макромолекул этих бактерий. Способность споровых бактерий переносить температуру выше 100°C объясняют присутствием в них ионов кальция, связанных с органическими кислотами.

В растениях большое количество кальция связано с пектиновыми веществами, играющими важную роль в поддержании клеточной структуры растительной ткани. Недостаток кальция вызывает набухание пектиновых веществ, ослизнение клеточных стенок и загнивание растений. Наряду с этим прекращается образование боковых корней и корневых волосков, стебли надламываются, а листовая пластинка разрывается по краям.

Марганец (Mn)

Химический элемент 4-го периода VII группы Периодической системы, достаточно распространенный в земной коре (0,1% от общей массы). Его основные руды — это пиролюзит MnO_2 и гаусманит Mn_3O_4 . Марганец концентрируют ржавчинные грибы, диатомовые водоросли, некоторые моллюски, ракообразные, а также рыжие муравьи (см. рис. 3).

О соединении марганца пиролюзите, о его способности обесцвечивать стекло упоминается в трудах Плиния. Правда, в древности и в Средние века пиролюзит не отличали от сходных по внешнему виду минералов, содержащих железо, особенно от магнетита и гематита, и в связи с этим называли его также магнезией. Ремесленники-стеклоделы, пользуясь пиролюзитом для обесцвечивания стекла, именовали его иногда мангановым камнем (от *греч.* проясняю, навожу блеск), мылом стеклоплавильщиков, мылом для стекла из-за его обесцвечивающей способности. В 1774 г. шведский химик К. Шееле показал, что в руде содержится неизвестный металл. Он послал образцы руды своему другу химику Юхану Гану, который, нагревая в печке пиролюзит с углем, получил металлический марганец.

Микроэлемент марганец играет важную роль в биологических системах, он входит в состав ферментов, участвующих в обмене белков, углеводов, липидов, нуклеиновых кислот и других соединений.

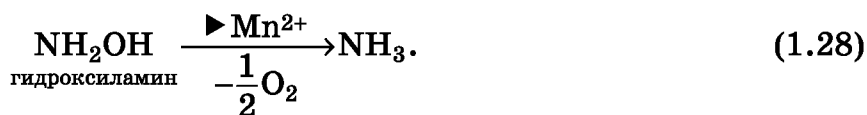
Значение этого биогенного элемента в обмене веществ состоит, например, в том, что в виде катиона Mn^{2+} он участвует в образовании *пировиноградной кислоты* — ключевого соединения в распаде углеводов. Цикл Кребса (заключительный этап аэробного распада углеводов и липидов) также осуществляется при активном участии Mn^{2+} .

Марганец входит в состав ряда ферментов *пептидаз*, обеспечивающих расщепление в пептидах связи C–N, то есть участвует в обмене аминокислот и белков. Синтез жирных кислот также требует присутствия соединений Mn^{2+} .

Важна роль катионов Mn^{2+} и в обмене нуклеиновых кислот. Они активируют ферменты *фосфодиэстеразы*, обеспечивающие распад фосфодиэфирной связи в молекулах ДНК и РНК.

В процессах образования костной ткани также участвует Mn^{2+} . Этот катион активирует ферменты *фосфатазы*, ответственные за отложение нерастворимых фосфатов кальция в костях.

Незаменим марганец и для азотного обмена, прежде всего в растениях, бактериях и грибах. Он входит в состав ферментов, обеспечивающих заключительный этап восстановления нитратного азота в аммонийный:



Среди бактерий довольно широко распространены в пресных и морских водоемах виды, окисляющие соединения марганца:



Энергию окисления эти бактерии используют для ассимиляции CO_2 , то есть являются хемоавтотрофными организмами.

Недостаток марганца в организме, особенно на фоне избытка Са и Р, приводит к расстройству важнейших биохимических процессов. В первую очередь марганец необходим растущим организмам, а наиболее чувствительны к его дефициту птицы, у которых при этом возникает болезнь *перозис* (деформация и укорочение ног и крыльев).

Среди растений недостаток марганца чаще других испытывают картофель, свёкла, горох, фасоль, капуста и другие овощные растения, из плодовых культур — персик, вишня, слива, абрикос, яблоня, лимон и мандарин, а из ягодных культур — малина. Дефицит марганца вызывает появление на листьях межжилкового хлороза: жилки остаются зелёными, а ткань между ними желтеет и позднее отмирает.

В горнодобывающей промышленности и металлургии иногда отмечают профессиональное заболевание, связанное с отравлением оксидом марганца. Болезнь проявляется в апатии, сонливости, нарушении речи и координации движений, сопровождается нарушением деятельности щитовидной железы и надпочечников, снижением функции печени.

Калий и натрий (K и Na)

С давних пор человеку известны такие сильные щёлочи, как едкий натр (NaOH) и едкое кали (KOH). Когда из этих соединений выделили металлы, они получили название щелочных.

Калий — это химический элемент 4-го периода I группы Периодической системы, широко распространенный в земной коре (2,5% по массе). Около 18% массы земной коры составляет самый распространенный минерал ортоклаз — калий-алюминиевая соль кремниевой кислоты ($K_2O \cdot Al_2O_3 \cdot 6SiO_2$).

Калий открыл в 1807 г. английский химик Г. Дэви, производивший электролиз твердого, слегка увлажненного KOH. Ученый именовал новый металл потас-сием, что переводится как «горшечная зола или зола, вываренная в горшке», но это название не прижилось. Крестным отцом металла оказался немецкий физик Людвиг Гильберт, предложивший название «калий». Оно было принято в Германии и России. Это слово происходит от арабского термина «алкали» (щелочные вещества).

Натрий — это химический элемент 3-го периода I группы Периодической системы, его содержание в земной коре достигает 2,5%. Широко известные его природные соединения — галит, или каменная соль (NaCl), и мирабилит, или глауберова соль ($Na_2SO_4 \cdot 10H_2O$).

Впервые натрий в чистом виде получил английский химик Г. Дэви в 1807 г. при электролизе расплавленного NaOH. Название «натрий» произошло от распространенного у древних римлян слова «нитрон», которым называли вообще щелочь, получаемую не только из природных содовых озер, но и из золы растений. Шведский химик Й. Берцелиус сократил название этого элемента до современного.

Калий и натрий присутствуют в биологических средах преимущественно в форме ионов K^+ и Na^+ . Разность концентраций этих катионов внутри клетки и снаружи приводит к возникновению *электрического потенциала*, благодаря которому осуществляется передача нервного импульса в организме человека и животных (раздел 5, гл. 3).

Концентрация Na^+ и Cl^- определяет величину осмотического давления плазмы крови, а также её кислотность (pH). Ионы K^+ регулируют аналогичные параметры в эритроцитах крови и в клетках других тканей. Транспорт углекислоты кровью осуществляется с участием гидрокарбонатов калия и натрия.

Ионы калия и натрия специфически влияют на обмен воды в организме: если K^+ усиливает отдачу воды клетками и тканями, то Na^+ вызывает её накопление. Антагонизм между этими катионами прослеживается и в других биохимических процессах: там, где K^+ активизирует ферменты, Na^+ их ингибирует.

Организм человека и животного может испытывать дефицит калия. Это проявляется в тошноте, мышечной и сердечной слабости, повышении венозного давления, галлюцинациях. Позднее ослабевают или исчезают рефлексy и наступает паралич.

Вместе с тем калиевое отравление, то есть повышение содержания калия в крови до опасных для жизни величин, может привести к сердечной аритмии, помрачению сознания и пр. Устранение калиевой интоксикации организма достигается безбелковой и бессолевой диетой и применением лекарственных средств.

Содержание K^+ в растениях составляет около 1% и превышает концентрацию всех прочих катионов. В растениях K^+ регулирует транспорт углеводов, в результате чего в ягодах и плодах при созревании увеличивается содержание сахаров, в клубнях картофеля накапливается крахмал, а в клеточных стенках — целлюлоза и пектиновые вещества.

Хорошая обеспеченность растений калием повышает их зимостойкость, устойчивость к полеганию, а также к грибковым и бактериальным болезням. Одновременно заметно повышается сохранность плодов и овощей в период хранения.

Чаще других растений от недостатка калия страдают картофель, свёкла, кукуруза, капуста, горох, люцерна, кормовые бобы. Симптомы калийного голодания — это тёмно-зелёная, с голубоватым или бронзовым оттенком окраска листьев, пожелтение, побурение или отмирание тканей по краям листовой пластинки («краевой ожог»).

При дефиците калия часто наблюдается морщинистость и неравномерный рост (асимметрия) листьев, потеря ими упругости. Недостаточное развитие механических тканей при калийном голодании вызывает полегание стеблей и соцветий. Признаки голодания появляются на старых листьях и распространяются вверх.

Молибден (Mo)

Химический элемент 5-го периода VI группы Периодической системы, довольно редкий ($1,1 \cdot 10^{-4}\%$ от общей массы земной коры). Молибденит MoS_2 — основной минерал этого химического элемента.

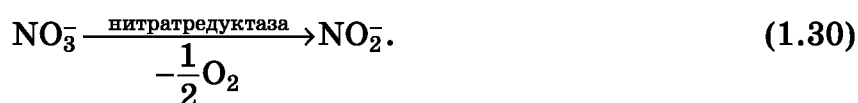
Слово «молибден» происходит от древнегреческих названий свинца и минерала — свинцовый блеск. Из-за внешнего сходства свинцового блеска с графитом и молибденовым блеском обобщенное название «молибден» применялось в Средние века, вплоть до XVIII в., для обозначения всех этих минералов. В 1758 г. шведский химик и минералог Аксель Кронстедт высказал мнение, что графит и молибденовый блеск представляют собой различные вещества, а 20 лет спустя К. Шееле доказал это, получив белый оксид MoO_3 из молибденовой кислоты. Чистый металл был получен Й. Берцелиусом в 1817 г. восстановлением оксида марганца водородом.

Молибден как биогенный микроэлемент входит в состав ряда ферментов. Он обнаружен в ферменте *ксантиноксидазе*, обеспечивающем окисление пуриновых оснований в мочевую кислоту. Для человека и животных (обезьян, птиц, репти-

лий и др.) мочевая кислота является конечным продуктом обмена и выводится из организма. Поэтому при содержании в пище повышенного количества Мо может возникнуть заболевание, связанное с нарушением обмена мочевой кислоты и отложением её солей в различных тканях и органах, преимущественно в суставах. Это заболевание получило название *эндемической подагры*. Оно отмечается в тех регионах, где почвы содержат избыток молибдена, например в Англии (Сомерсет и соседние области), Нидерландах и Новой Зеландии.

Другое отрицательное следствие избыточного количества Мо в пище — это нарушения в развитии скелета. Они обусловлены тем, что молибден вытесняет фосфор из костной ткани.

В растениях велика роль молибдена как незаменимого участника ассимиляции нитратного азота: он входит в состав фермента *нитратредуктазы*, который обеспечивает восстановление нитратов в нитриты.



Восстановление нитрат-иона в нитрит-ион сопряжено с окислением Мо (+5) до Мо (+6). Другой важный Мо-содержащий фермент — это *нитрогеназа*. Нитрогеназы обнаружены у азотфиксирующих организмов, которые отличаются уникальной способностью фиксировать молекулярный азот (уравнение реакции (1.12)).

Как металл-активатор молибден необходим также в реакциях аминирования, для включения аминокислот в пептидную цепь и в других биохимических превращениях.

При дефиците молибдена в кормах домашние животные отстают в росте и развитии, их продуктивность снижается. В растениях при недостатке молибдена нарушается азотный обмен: появляются признаки азотного голодания, в тканях накапливается нитратный азот. Особенно чувствительны к недостатку этого элемента бобовые, цветная капуста, помидоры и цитрусовые, выращиваемые на почвах с повышенной кислотностью.

Кобальт (Co)

Химический элемент 4-го периода VIII группы Периодической системы, довольно редкий на Земле ($1,8 \cdot 10^{-3}\%$ от массы земной коры). В природе чаще встречается вместе с железом, серой и мышьяком в кобальтовом колчедане $(\text{FeCo})\text{S}_2$ и кобальтовом блеске CoAsS .

Соединения кобальта были известны и применялись в глубокой древности. Сохранился египетский стеклянный кувшин, относящийся к X в. до н. э., окрашенный солями кобальта, а также голубые стекловидные кирпичи, содержащие кобальт. В Древней Ассирии, а также в Вавилоне из кобальта изготавливали лазурит — голубую краску, которой обливали керамические изделия. В Средние века немецкие горняки находили вместе с другими рудами кобальтовую «землю», но не знали, что с ней делать. Иногда эта земля была похожа на серебряную руду, но не содержала серебра. Желая подчеркнуть свойства кобальтовых земель, они называли их «кобольд», что означало подземный гном, насмешливый дух, бесовственный плут.

Принято считать, что металлический кобальт был впервые описан в 1735 г. шведским химиком и минералогом Георгом Брандтом. В диссертации «О полуметаллах» он указывает, в частности, что получаемый из руд металлический висмут не представляет собой чистого металла, а содержит «кобальтовый король» (металлический кобальт). Он же выяснил, что соли кобальта окрашивают стекла в синий цвет. В чистом виде металлический кобальт был получен Й. Берцелиусом.

Роль кобальта в биологических системах обусловлена тем, что он участвует в обмене белков и углеводов, входит в состав витамина B_{12} (*цианкобаламина*), необходимого для жизнедеятельности организма человека и животных.

Кобальт участвует в белковом и углеводном обмене, активируя ферменты *пептидазы* (расщепляют белки на аминокислоты), *фосфатазы* (гидролизуют фосфорные эфиры углеводов и белков). В частности, Co^{2+} активирует фермент *костную фосфатазу* и таким образом способствует отложению нерастворимых фосфатов в костной ткани.

Кобальт обнаружен в составе особого фермента микроорганизмов — *метионинсинтетазы*. Благодаря этому ферменту осуществляется биосинтез аминокислоты *метионина*, относящейся к числу незаменимых для организма животного и человека аминокислот.

В растениеводстве значение кобальта в основном определяется его ролью в развитии клубеньковых бактерий, поселяющихся на корнях бобовых растений. Поэтому бобовые культуры (клевер, люцерна, горох, фасоль, соя, бобы) в первую очередь нуждаются в этом микроэлементе.

Кобальт обнаружен во всех тканях и органах человека и животных. Быстрее он накапливается в железах внутренней секреции (гипофизе, тимусе, надпочечниках), а также в селезёнке и поджелудочной железе. Значительные количества этого микроэлемента обнаружены в щитовидной железе, лёгких, печени и яичниках.

Недостаток кобальта в пище человека и кормах животных приводит к ослаблению синтеза витамина B_{12} и, как следствие, к *злокачественной анемии*. На территории Российской Федерации выявлены регионы, в которых водоёмы, почвы и растения содержат недостаточное количество кобальта. В первую очередь это Ярославская, Ивановская, Костромская, Амурская и другие области, Республика Саха (Якутия), Алтай. Недостаточность кобальта установлена в ряде регионов Англии, Австралии, Новой Зеландии и других стран.

Обогащения мяса и молока витамином B_{12} можно достигнуть с помощью подкормок животных минеральными солями кобальта. Этот прием служит эффективным способом нормализации содержания B_{12} в пище человека.

Избыточное поступление кобальта в организм может стать причиной поражения кожи (*дерматитов*) и общей интоксикации, в первую очередь у рабочих металлургической промышленности. Признаки отравления кобальтом — это нарушение функций органов пищеварения, дыхания, кровеносной системы и другие патологии.

Ванадий (V)

Химический элемент 4-го периода V группы Периодической системы, его содержание в земной коре $1,5 \cdot 10^{-2}\%$ по массе. Важнейшие природные минералы ванадия — патронит $V(S_2)_2$, ванадинит $Pb_5(VO_4)_3Cl$ и некоторые другие.

Этот элемент был открыт дважды. В 1801 г. профессор минералогии в г. Мехико Андрес Мануэль дель Рио обнаружил в свинцовых рудах новый металл и предложил для него название «панхромий» из-за широкого диапазона цвета его окислов и солей. Сообщение дель Рио об открытии нового элемента вызвало сомнение, химики усомнились в точности его анализов. Спустя 30 лет шведский химик Нильс Сефстрём, работавший у Й. Берцелиуса, открыл тот же элемент в чугунах, полученном из руды в Швеции. Вместе с Й. Берцелиусом он придумал название для элемента, дающего соединения с красивой окраской, — ванадин — в честь богини любви и красоты из древней скандинавской мифологии Ванадис. Позднее во всех странах элемент стали называть ванадий.

Ванадий постоянно присутствует в тканях всех организмов в ничтожных количествах. В растениях его содержание (0,1–0,2%) значительно выше, чем в животных (10^{-5} – $10^{-4}\%$). Некоторые обитатели морей — мшанки, моллюски и асцидии (подтип оболочники) — способны концентрировать ванадий в своих телах (см. рис. 4).

Мышечная ткань человека содержит $2 \cdot 10^{-6}\%$ ванадия, костная ткань — $0,35 \cdot 10^{-6}\%$, в крови ванадия менее $2 \cdot 10^{-4}$ мг/л. Всего в организме взрослого человека содержится 0,1 мг ванадия. Ванадий нормализует обмен углеводов, в частности содержание глюкозы в крови. Этот эффект учёные связывают с влиянием ванадия на активность гормона *инсулина*.

Ванадий и его соединения в больших дозах токсичны. Токсическая доза для человека составляет 0,25 мг, летальная — 2–4 мг. При тяжёлых хронических отравлениях ванадием возникает малокровие, поражение почек, психические расстройства (истерия, меланхолия).

Хром (Cr)

Химический элемент 4-го периода VI группы Периодической системы, в земной коре его содержится $8,3 \cdot 10^{-3}\%$ по массе. Хром входит в состав более 40 различных минералов, наиболее распространенный из них — хромистый железняк FeCr_2O_4 .

Открытие хрома относится к периоду бурного развития химико-аналитических исследований солей и минералов. В России химики проявляли особый интерес к анализу минералов, найденных в Сибири и почти неизвестных в Западной Европе. Одним из таких минералов была так называемая сибирская красная свинцовая руда (крокоит) из Березовского золоторудного месторождения на Среднем Урале, описанная ещё М. В. Ломоносовым в работе «Первые основания металлургии» (1763).

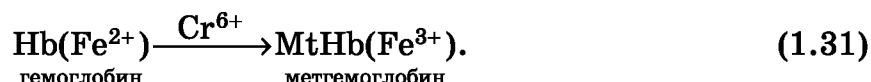
В 1797 г. французский химик Луи-Николя Воклен выделил из этого минерала новый тугоплавкий металл (скорее всего, он получил карбид хрома). Прокипятив тонко измельченный образец минерала с поташем и осадив карбонат свинца, учёный получил раствор, окрашенный в оранжево-желтый цвет. Из этого раствора он выкристаллизовал рубиново-красную соль, из которой выделил оксид и свободный металл, который он назвал хромом (от *греч.* окраска, цвет).

Поступая в организм животного и человека, хром может влиять на обмен веществ. В частности, он способен понижать содержание холестерина в крови, а недостаток этого микроэлемента может стать причиной *атеросклероза*. Исследования учёных показали, что хром обладает способностью связываться с гормоном

поджелудочной железы *инсулином* и усиливать его воздействие на углеводный обмен организма.

Этому металлу также отводят важную роль в регуляции активности нуклеиновых кислот, а также, вероятно, и щитовидной железы. Суточная потребность взрослого человека в хrome составляет 50–200 мкг.

Вместе с тем все растворимые соединения этого металла, особенно Cr^{6+} , в больших дозах ядовиты. Действуя как сильные окислители, они могут окислять Fe^{2+} гемоглобина крови до Fe^{3+} . В результате гемоглобин превращается в *метгемоглобин*, не способный осуществлять перенос кислорода:



Характерные симптомы отравления хромом — головные боли, исхудание, одышка, бронхит, поражения печени и поджелудочной железы.

Никель (Ni)

Химический элемент 4-го периода VIII группы Периодической системы, его содержание в земной коре составляет $5,8 \cdot 10^{-3}\%$ по массе. Важнейшие минералы никеля — это никелин NiAs и пентландит — сульфид никеля и железа $(\text{Fe}, \text{Ni})_9\text{S}_8$.

Задолго до открытия этого элемента саксонские горняки хорошо знали руду, которая внешне походила на медную руду и применялась в стекловарении для окраски стекол в зеленый цвет. Все попытки получить из этой руды медь оказались неудачными, в связи с чем в конце XVII в. руда получила название купфер-никель, что приблизительно означает «дьявольская руда». Эту руду (красный никелевый колчедан) в 1751 г. исследовал шведский химик минералог Аксель Кронштедт. Ему удалось получить зеленый оксид и путем восстановления последнего — новый металл, названный никелем. «Никкел» — ругательное слово на языке горняков — искателей медной руды. Главным образом слово служило для характеристики двуличных людей, а также означало «озорной маленький дух», «обманчивый бездельник», поскольку из руд никеля выделялись ядовитые соединения мышьяка. В 1775 г. свойства никеля были детально изучены другим шведским химиком и минералогом Торберном Бергманом.

Никель найден в ферменте уреазе растений сои, табака, риса, в клетках ряда микроорганизмов. К числу микроорганизмов, нуждающихся в никеле, относится группа водородокисляющих бактерий. Катализирующая эту реакцию гидрогеназа содержит никель или нуждается в нем для своего синтеза.

У животных не обнаружены ферменты, содержащие никель, хотя известно, что он способен активировать целый ряд ферментов животного происхождения. Например, никель способствует всасыванию железа в пищеварительном тракте, участвуя в ферментном механизме, превращающем Fe^{3+} в легкоусвояемое Fe^{2+} .

Микроорганизмы-симбионты, населяющие желудочно-кишечный тракт животных, содержат ряд ферментов, в составе которых обнаружен никель. Эти ферменты, принимая участие в пищеварительных процессах животных, могут оказывать заметное влияние на физиологическое состояние их организма. Особую роль они играют у жвачных животных, у которых интенсивные микробиологические процессы совершаются в слепой кишке. Дефицит никеля вызывает задержку роста и развития, снижение плодовитости таких животных.

В организме животных никель накапливается в ороговевших тканях, особенно в перьях. Повышенное содержание элемента в почвах (например, на Южном Урале) приводит к эндемическим заболеваниям. У растений появляются уродливые формы, у животных — заболевания глаз (*конъюнктивиты*), связанные с накоплением никеля в роговице.

Никель и его соединения обладают высокой токсичностью. Токсическая доза никеля для крыс — 50 мг. Особенно вредны летучие соединения никеля, в частности его тетракарбонил $\text{Ni}(\text{CO})_4$, который в 5 раз токсичнее угарного газа CO .

Общее отравление никелем проявляется в слюнотечении, рвоте, поносе, судорогах. Никель способен понижать содержание в организме аскорбиновой кислоты (*витамина С*), а постоянное ношение часов и украшений, содержащих никель, может стать причиной поражения кожи — *никелевых дерматитов*.

Литий (Li)

Химический элемент 2-го периода I группы Периодической системы, в земной коре его содержится $3,2 \cdot 10^{-3}\%$ от общей массы. Основные минералы, содержащие литий, — это петалит (3,5–4,9% Li_2O), сподумен (6–7%), лепидолит (4–6%). В виде примеси литий содержится в ряде породообразующих минералов, а также присутствует в воде соляных озёр.

Литий был открыт шведским химиком И. Арфведсоном при анализе минерала петалита. Этот минерал выглядит как обыкновенный камень, и поэтому минерал называли литием (от. *греч.* литос — камень). В виде металла литий выделил английский химик Г. Дэви в 1818 г.

Повышенное содержание лития обнаружено в ряде растений — в табаке, свёкле, дерезе, василистнике, лютике, а также в некоторых морских водорослях.

В организме животного и человека литий концентрируется в печени, почках, лёгких, в плазме крови. Физиологическую роль лития связывают с его влиянием на распад углеводов. Дефицит лития у животных приводит к повышению содержания в крови *холестерина*.

Отмечено тормозящее воздействие лития на функцию щитовидной железы, а также его способность оптимизировать баланс натрия и калия в клетке и межклеточной жидкости.

Вместе с тем обнаружено токсическое действие лития на организм человека. Его избыток может стать причиной нарушения выделительной функции почек и сердечной деятельности, это сопровождается падением кровяного давления, а в тяжёлых случаях — коматозным состоянием.

Тестовые задания

- Какие из биогенных химических элементов относятся к макроэлементам (1), микроэлементам (2), ультрамикроэлементам (3)?
а) Р; б) Zn; в) N; г) Ag; д) Mg; е) Fe; ж) Mo; з) Ca; и) K; к) Cu; л) Si; м) O.
- Соотнесите автотрофов (1), гетеротрофов (2) и соединения углерода, которые способны усваивать эти организмы.
а) CO_2 ; б) $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$.
- Назовите соединения, посредством которых CO_2 удаляется из тканей теплокровных животных и человека.

а) CH_3COOH ; б) $\text{R}-\text{NH}-\text{COOH}$; в) $\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}$; г) KHCO_3 ; д) CH_2O ; е) NaHCO_3 .

4. В какой последовательности происходит превращение соединений азота азотфиксирующими бактериями?
а) N_2H_2 ; б) N_2 ; в) NH_3 .
5. Органические соединения каких химических элементов обладают особо большим запасом свободной энергии?
а) P; б) Zn; в) Fe; г) Mg; д) S.
6. Какие биогенные элементы в комплексе с белками обеспечивают транспорт кислорода в организме животных?
а) Ca; б) Zn; в) Fe; г) Mg; д) Cu.
7. Соединения каких элементов составляют основу костной ткани позвоночных животных и человека?
а) Ca; б) N; в) Fe; г) P; д) Si.
8. Расположите химические элементы в порядке возрастания их процентного содержания в организме животных и человека.
а) O; б) Ca; в) Fe; г) H.
9. Соотнесите признаки минерального голодания растений и биогенные элементы, дефицит которых обуславливает эти признаки.
- | | |
|------------------------------------|-------|
| 1) снижение зимостойкости; | а) N; |
| 2) пурпурная окраска листьев; | б) P; |
| 3) бледно-зелёная окраска листьев; | в) K; |
| 4) отмирание листьев по краям; | г) B. |
| 5) отмирание точек роста. | |
10. Дефицит какого элемента обуславливает у человека заболевание эндемический зоб?
а) Ca; б) P; в) Fe; г) I; д) Co.
11. Отравление каким химическим элементом обуславливает появление у человека чесночного запаха изо рта?
а) Cl; б) Ni; в) F; г) Se; д) Co.
12. Какой химический элемент входит в состав витамина B_{12} (1), гормона инсулина (2), гормона тироксина (3), гемоглобина крови (4), хлорофилла растений (5)?
а) Mg; б) Zn; в) Fe; г) Mo; д) Cu; е) Co; ж) I; з) F.

Раздел 2

БИООРГАНИЧЕСКИЕ СОЕДИНЕНИЯ

ГЛАВА 1. УГЛЕВОДЫ

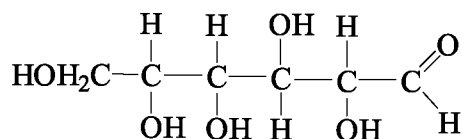
СВОЙСТВА И КЛАССИФИКАЦИЯ УГЛЕВОДОВ

Общая характеристика, история открытия и изучения углеводов. Углеводы — один из важнейших классов органических соединений, на долю которых в среднем приходится не менее 12% сухого вещества организмов. Они составляют основную часть биомассы растений (до 90% сухого вещества), в заметных количествах содержатся в тканях животных и человека, а также в клетках микроорганизмов.

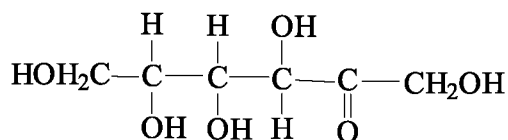
Класс углеводов объединяет органические соединения, обладающие разнообразными свойствами. Среди них есть низкомолекулярные и высокомолекулярные соединения, легкорастворимые в воде и нерастворимые в ней, одни углеводы поддаются гидролизу легко, другие не гидролизуются. Очень многообразны и функции углеводов в биологических системах. Что же объединяет химические соединения с такими разнообразными свойствами и функциями?

В основе молекулы углевода лежит неразветвлённая цепочка атомов углерода, один из которых несёт карбонильную группу ($>C=O$), а все остальные атомы углерода несут по одной спиртовой группе ($-OH$).

Ниже приведены химические формулы широко распространённых углеводов — *глюкозы* и *фруктозы* (2.1). Легко заметить, что элементарный состав этих углеводов одинаковый — $C_6H_{12}O_6$:



глюкоза



фруктоза

(2.1)

В зависимости от положения карбонильной группы ($>C=O$) среди углеводов различают *альдозы* (например, глюкоза) и *кетозы* (фруктоза). Поскольку в молекулах углеводов всегда находится несколько спиртовых групп $-OH$, они принадлежат к *многоатомным спиртам*. Групповые и индивидуальные названия всех углеводов имеют окончание *-оза*: *рибоза*, *дезоксирибоза*, *лактоза*, *сахароза*, *целлюлоза* и т. д.

Такова структура большинства углеводов, поэтому обычно их элементарный состав отражает общая формула $(CH_2O)_n$. Например, глюкоза и фруктоза — $C_6H_{12}O_6$, *рибоза* — $C_5H_{10}O_5$. Из этого правила есть исключения; например, химическая формула *дезоксирибозы*, входящей в состав ДНК, — $C_5H_{10}O_4$.

В органической химии широко используется общее название углеводов *сахариды* (от *греч.* сахар — сладкое вещество, получаемое из сахарного тростника или сахарной свёклы). Это название отражает историю изучения и использования углеводов человеком.

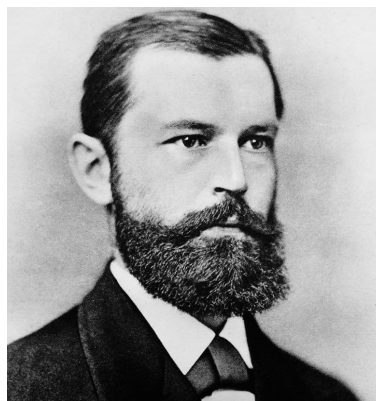
Углеводы были известны людям ещё в глубокой древности. В Египте и Индии за 2 тыс. лет до н. э. из сахарного тростника местные жители добывали сладкий сок и делали из него леденцы, которые вывозили в европейские страны.

Название «углеводы» предложил в 1844 г. российский химик профессор Юрьевского университета Карл Генрихович Шмидт. Это название отразило представления учёных того времени об углеводах как о веществах, в молекулах которых на каждый атом углерода приходится одна молекула воды. И хотя последующие исследования внесли существенные коррективы в эти представления, название «углеводы» прижилось и в настоящее время является общепризнанным для этих веществ.

В 1861 г. создатель теории строения органических соединений выдающийся русский химик Александр Михайлович Бутлеров осуществил синтез сахара, обрабатывая формальдегид известковой водой. Последующими работами учёных было выяснено строение углеводов, была создана научная номенклатура (система наименований) и классификация (деление на группы) этих соединений. Основопологающие исследования в этой области предпринял выдающийся немецкий химик, лауреат Нобелевской премии (1902) Эмиль Фишер.



Александр Михайлович
Бутлеров (1928–1886)



Эмиль Фишер (1852–1919)

Строение, свойства и классификация углеводов. Если углеводы подвергнуть гидролизу, то одни из углеводов (их называют полисахаридами) распадутся на более мелкие молекулы углеводов (моносахариды). Моносахариды в обычных условиях дальнейшему гидролизу не подвергаются. Исходя из этих особенностей, все углеводы подразделяют на моносахариды и полисахариды.

Моносахариды обычно имеют эмпирическую формулу $(C_nH_{2n}O_n)_x$, где $x = 1$. Это, например, *глюкоза*, *фруктоза* и *рибоза*.

Полисахариды при гидролизе дают 2 и более молекул моносахаридов ($x > 1$). В зависимости от значения x полисахариды делят на *олигосахариды*, или *полисахариды 1-го порядка* ($x = 2...4$), и высокомолекулярные *полисахариды 2-го порядка* ($x > 4$). К олигосахаридам принадлежит, например, *сахароза* ($x = 2$), а к полисахаридам 2-го порядка — *крахмал* ($x = 5000$ и более).

Моносахариды и их производные. В настоящее время известно около 200 моносахаридов, которые по своему химическому строению являются альдегидо- или кетонпроизводными многоатомных спиртов. Групповые названия моносахари-

дов образуют, прибавляя к корню греческого числительного, обозначающего число углеродных атомов в молекуле, окончание *-оза*.

Углеводы, содержащие в молекуле 3 атома углерода, — это *триозы*, 4 атома *тетрозы*, 5 атомов — *пентозы*, 6 атомов — *гексозы*, 7 атомов — *гептозы*. Общее название моносахаридов — *монозы*.

Простейшие моносахариды имеют 3 углеродных атома. Это *глицериновый альдегид* и *диоксиацетон*.



Общая формула моносахаридов-альдоз такова:

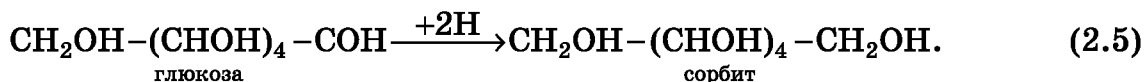
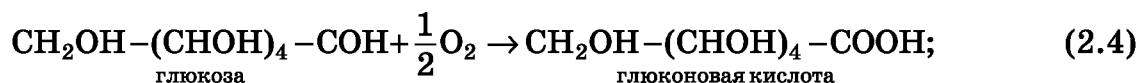


где $n = 1 \dots 5$.

Все моносахариды — кристаллические вещества, хорошо растворимые в воде и обладающие, как правило, сладким вкусом. Химические свойства моносахаридов соответствуют их строению.

С одной стороны, как многоатомные спирты они вступают в реакции с участием групп $-\text{OH}$. С органическими и минеральными кислотами они образуют эфиры, под действием щелочей способны образовывать алкоголяты, а под действием окислителей — соответствующие кислоты.

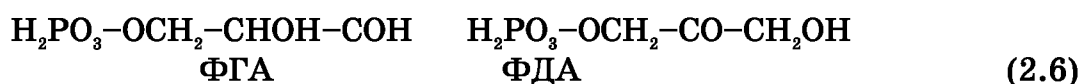
В то же время моносахариды проявляют свойства альдегидов или кетонов: они способны восстанавливаться до многоатомных спиртов или окисляться с образованием соответствующих кислот. Например, глюкоза при окислении образует *глюконовую кислоту* (2.4), а при восстановлении она превращается в шестиатомный спирт *сорбит* (2.5).



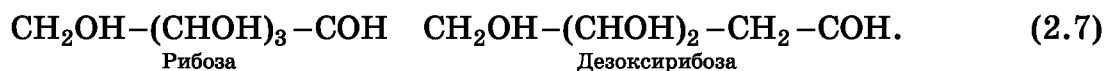
Ниже приведён обзор важнейших моносахаридов.

Триозы — простейшие моносахариды, молекулы которых имеют три атома углерода ($\text{C}_3\text{H}_6\text{O}_3$). Формулы таких углеводов приведены выше (2.2). Этим моносахаридам, как мы увидим ниже, принадлежит ключевая роль в процессах синтеза и распада углеводов в организме.

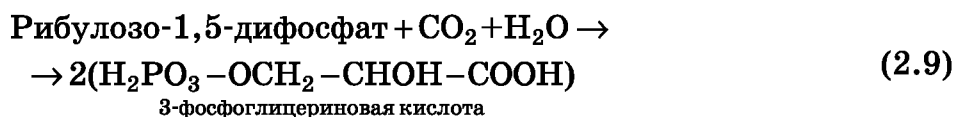
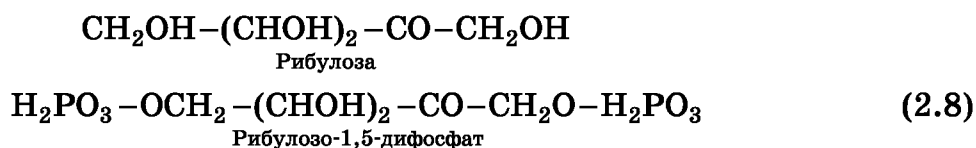
В этих превращениях участвуют *фосфорные эфиры* триоз — *3-фосфоглицериновый альдегид* (сокращенно — ФГА) и *3-фосфодиоксиацетон* (ФДА):



Пентозы имеют в своем составе 5 углеродных атомов ($\text{C}_5\text{H}_{10}\text{O}_5$). Среди альдопентоз — это *рибоза* и *дезоксирибоза*, входящие в состав *нуклеотидов*. Как видно из приведённых формул, молекула дезоксирибозы содержит на 1 атом кислорода меньше, чем рибоза.



Другая пентоза — *рибулоза* — является представителем кетопентоз (2.8). В виде своего дифосфорного эфира — *рибулозо-1,5-дифосфата* — она играет ключевую роль в ассимиляции CO_2 растениями в процессе фотосинтеза (2.9).



Как видно из приведенного уравнения реакции, в результате ассимиляции CO_2 образуются 2 молекулы *3-фосфоглицериновой кислоты*.

Гексозы имеют в своем составе 6 атомов углерода ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$), важнейшие из них — это *глюкоза*, *фруктоза* и *галактоза*.

Глюкоза является альдозой (2.1), она содержится в свободном виде в зелёных частях и семенах растений, в различных фруктах и ягодах, а также в мёде, в плазме крови и других тканях животных и человека. Она входит в состав полисахаридов — *сахарозы*, *мальтозы*, *лактозы*, *крахмала*, *гликогена* и др. Глюкоза в виде фосфорных эфиров играет ключевую роль в обмене углеводов в организме.

Глюкоза — главный моносахарид, находящийся в крови человека и животных. Содержание этого углевода в крови составляет 0,1–0,15%. Поэтому глюкозу широко используют в медицине и ветеринарии для нормализации углеводного баланса организма (при истощении, потерях крови).

В большом количестве глюкозу получают путём кислотного гидролиза картофельного или кукурузного крахмала, она составляет основную массу патоки, широко применяемой в кондитерском производстве.

Фруктоза является кетозой (2.1), она содержится в зелёных частях растений, в нектаре цветков, в плодах и мёде. Фруктоза входит в состав дисахарида *сахарозы*, а также многих высокомолекулярных полисахаридов — *полифруктозидов*. Эти полисахариды в значительном количестве содержатся во многих растениях, преимущественно из семейства Астровых (Сложноцветных) — в цикории, георгине, одуванчике, земляной груше, или топинамбуре, и др. Наиболее известный полисахарид этой группы — *инулин*.

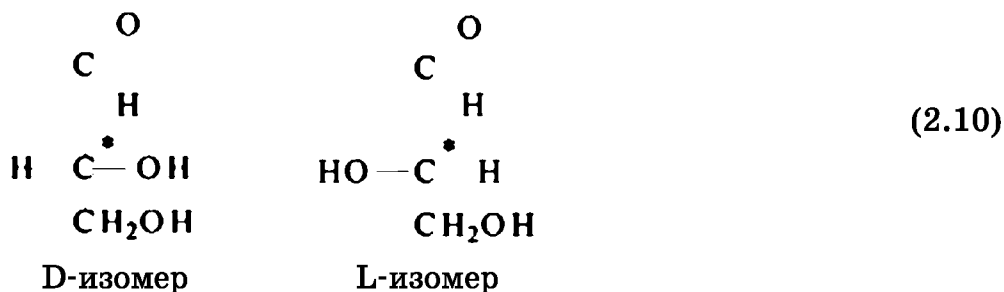
Фосфорные эфиры фруктозы и глюкозы играют важнейшую роль в углеводном обмене всех организмов.

Галактоза, подобно глюкозе, является представителем альдоз. Она встречается в качестве составной части некоторых полисахаридов — *лактозы*, *слизей*, *агар-агара*, *пектиновых веществ*.

Стереои́зомерия моносахаридов. Если изучить структуру молекулы глюкозы (2.1) или какого-либо другого моносахарида, легко заметить, что она имеет *асимметричное* строение. Это обусловлено наличием в молекуле моносахарида асимметрических атомов углерода, то есть таких атомов, все четыре валентности которых заняты различными атомами или атомными группами.

Соединениям, имеющим асимметричное строение, как известно, свойственна *оптическая, или зеркальная, изомерия*. Оптические изомеры различаются тем, что вращают плоскость поляризации в разные стороны. Для *правовращающих изомеров* принято обозначение (+), а для *левовращающих* (–).

В основе номенклатуры таких *стереоизомеров* (их называют *эпимерами*) лежит расположение спиртовой группы у атома С* (2.10). В связи с этим различают *D- и L-изомеры*, или *D- и L-ряды* моносахаридов, например триоз:

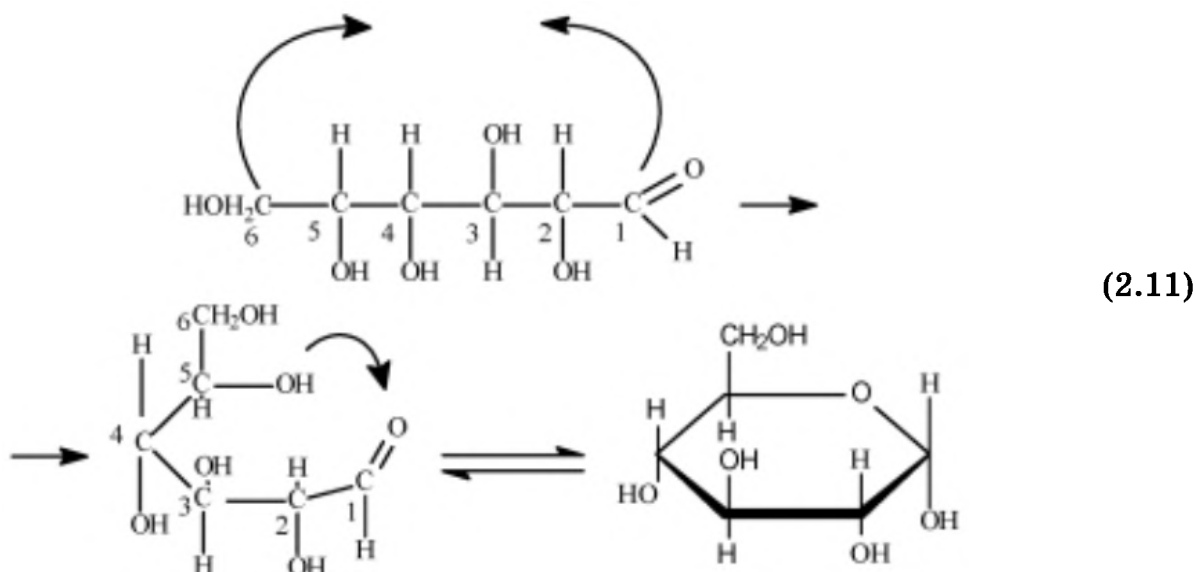


В биологических средах преимущественно встречаются D-изомеры моносахаридов. Это обусловлено особенностями их первичного синтеза в растениях. Как оказалось, большинство гетеротрофных организмов (микроорганизмы, животные и человек) не способны усваивать L-изомеры моносахаридов.

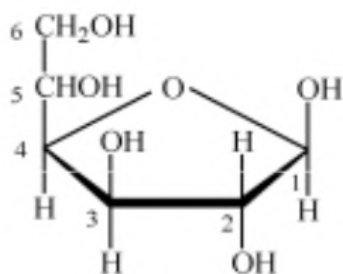
Наряду с оптической изомерией сахара обладают *кольчато-цепной изомерией, или таутомерией* (от греч. тауто — тот же самый, мерос — часть). Это выражается в существовании наряду с *цепной (линейной)* формой моносахарида его *кольчатой (циклической)* формы.

Впервые предположение о существовании циклических форм моносахаридов высказал в 1870 г. профессор Московского высшего технического училища М. А. Колли. Эта гипотеза впоследствии была подтверждена исследованиями немецкого химика Б. Толленса.

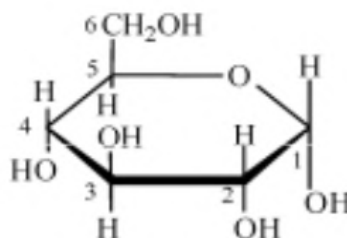
Как видно из приведенных формул (2.11), замыкание циклической молекулы осуществляется при сближении группы С=О с группой –ОН углеродного атома, удалённого от неё на 3–4 звена. В результате образуется кислородный мостик (–С–О–С–), дающий начало пяти- или шестичленному гетероциклу:



В соответствии с номенклатурой гетероциклических соединений, образовавшиеся пятичленные циклы называются *фуранозами* (например, *фруктофураноза*, *рибофураноза*), а шестичленные циклы — *пиранозами* (*глюкопираноза*, *галактопираноза*).



Глюкофураноза



Глюкопираноза

(2.12)

Если сравнить формулы линейного (открытого) и кольчатого (циклического) изомеров моносахарида, то можно обнаружить появление дополнительной спиртовой группы — при 1-м атоме углерода (C1). Новый гидроксил, который получил название *гликозидного*, более активно вступает в химические реакции, чем остальные. Производные моносахаридов, полученные в результате замещения атома водорода гликозидного гидроксила, получили название *гликозидов*. Радикал, на который замещается водород, называется *агликоном*, а связь между углеводным фрагментом и агликоном — *гликозидной связью*.

Гликозиды — это сложные органические соединения, широко распространённые в природе. Многие гликозиды обладают высокой биологической активностью. К их числу принадлежат *стероидные гликозиды* (*соланины*, *сапонины* и др.), а также *антибиотики-гликозиды*, которые служат орудием защиты и (или) нападения в межвидовых отношениях организмов.

Гликозидная связь лежит в основе соединения моносахаридов не только с другими органическими веществами, но и между собой. В этом случае из нескольких моносахаридов образуются *полисахариды*, в том числе высокомолекулярные полимеры (см. далее). Следовательно, все без исключения полисахариды — это также гликозиды.

В форме своих гликозидов многие химические соединения легко транспортируются в организме, в частности через мембраны клеток. После проникновения гликозида в клетку гликозидная связь может легко разрушиться, и в клетке-мишени оказывается как агликон, так и его углеводный компонент.

Многие биоорганические соединения, играющие важную роль в организмах, содержат в своих молекулах остатки сахаров, среди которых преобладает рибоза (табл. 3).

Таблица 3

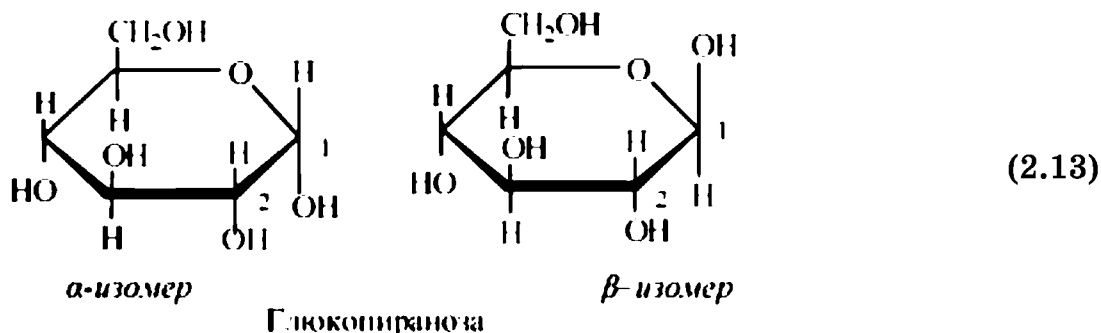
**Некоторые биоорганические соединения
и их углеводные компоненты**

Названия соединений	Углеводные компоненты в составе соединений
ДНК (дезоксирибонуклеиновые кислоты)	Дезоксирибоза
РНК (рибонуклеиновые кислоты)	Рибоза
АТФ (аденозинтрифосфорная кислота)	Рибоза
НАДФ (никотинамидадениндинуклеотидфосфат)	Рибоза

Продолжение табл. 3

Названия соединений	Углеводные компоненты в составе соединений
Витамин В ₁₂ (цианкобаламин)	Рибоза
Соланины картофеля	Глюкоза, галактоза

Появление циклической формы моносахарида сопровождается возникновением двух новых оптических изомеров, которые получили название α - и β -изомеров. Как видно из приведённых формул, различия между изомерами заключаются в положении группы $-\text{OH}$ у атома С1 относительно плоскости кольца.



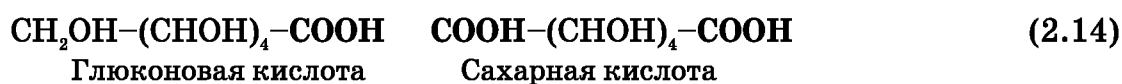
Моносахариды могут находиться как в кристаллической форме, так и в виде водных растворов. Кристаллы моносахаридов — это их «чисто» циклические изомеры, в растворах присутствуют оба изомера, но резко преобладает циклическая форма.

Как мы увидим ниже, именно *кольчатые формы углеводов* играют важнейшую роль в обменных процессах. Подобно тому, как при замыкании электрической цепи возникает электрический ток, замыкание молекул углеводов в циклы активизирует эти соединения и обеспечивает их участие в ключевых биохимических превращениях в организме.

Производные моносахаридов. В соответствии с названными выше особенностями строения, моносахариды вступают в весьма разнообразные химические реакции. В результате образуются их производные, многие из которых играют важную роль в биологических системах. Среди производных моносахаридов наряду с гликозидами в организмах наиболее распространены *кислоты, спирты, эфиры и аminosахара*

Кислоты. При окислении моносахаридов образуются соответствующие кислоты, многие из которых имеют большое значение в живых телах.

На первом этапе окисления альдегидная группа окисляется до карбоксильной группы. В более жёстких условиях окисляется не только альдегидная, но и первичная спиртовая группа. Например, глюкоза при этом окисляется сначала до *глюконовой кислоты*, а затем до *сахарной кислоты*:



Образование больших количеств таких кислот наблюдается при развитии некоторых плесневых грибов на растворах, содержащих моносахариды. При этом происходит значительное увеличение кислотности среды, что служит препятствием для заселения субстрата бактериями и обеспечивает грибам преимущество в разрушении богатых углеводами растительных тканей.

Окисление моносахаридов может происходить и таким образом, что окислению подвергается лишь первичная спиртовая группа. Образующиеся при этом кислоты получили общее название *уроновых* кислот, например *глюкуроновая*, *галактуриновая* и др.

Уроновые кислоты входят в состав *слизей* и *пектиновых веществ* растений, а также таких полисахаридов животных, как *гиалуриновая кислота* и *гепарин*.

Спирты. При восстановлении альдегидной или кетонной группы в спиртовую, моносахарид превращается в многоатомный спирт. В природе довольно широко распространены шестиатомные спирты — производные гексоз, имеющие общую формулу $\text{CH}_2\text{OH}-(\text{CHOH})_4-\text{CH}_2\text{OH}$. Наиболее часто в организмах обнаруживают шестиатомные спирты *сорбит*, *маннит* и *дульцит*.

Сорбит — это продукт восстановления глюкозы или фруктозы. Особенно часто *D-сорбит* присутствует в различных ягодах и плодах (сливы, персика, яблоны, вишни, груши и абрикоса), а больше всего его в ягодах рябины (до 7%), из сока которых он впервые был выделен. Именно рябина «присвоила» сорбиту его наименование, поскольку научное название ботанического рода Рябина — *Sorbus*. Сорбит широко используют в диетическом и лечебном питании в качестве заменителя сахара, особенно при заболевании *сахарным диабетом*.

Маннит также широко распространен в растениях и выделяется в большом количестве на поверхности коры некоторых деревьев (оливного дерева, ясеня). Особенно много маннита содержится в так называемой манне (отсюда — его название) — засохших выделениях растущего в Аравии тамариска (*Tamarix*).

Довольно много маннита содержат водоросли и грибы (в среднем 11% от сухого вещества). Признанным «рекордсменом» по содержанию маннита является морская водоросль *ламинария* (морская капуста), из которой получают маннит. При окислении маннита образуются фруктоза и моносахарид *манноза*.

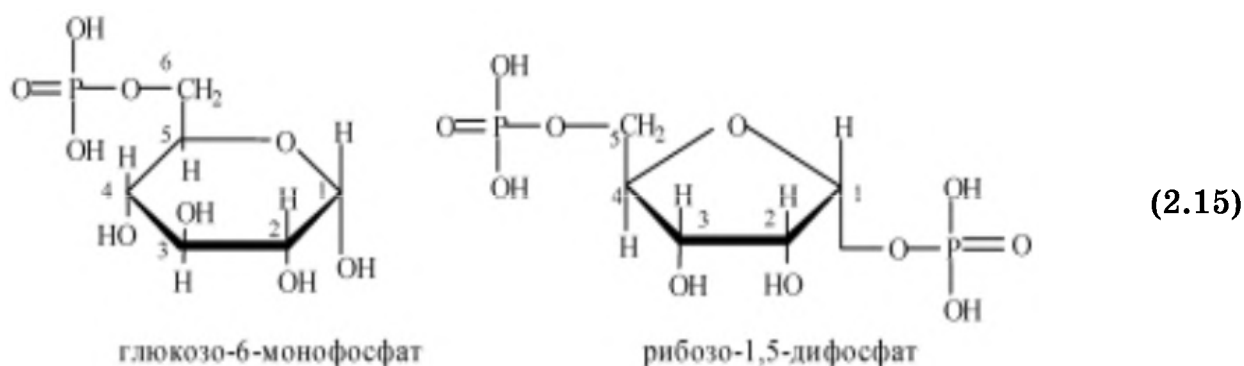
Дульцит, подобно сорбиту и манниту, содержится во многих растениях и выделяется на поверхности коры деревьев. При окислении дульцита образуется галактоза и продукты её окисления.

Сорбит, маннит и дульцит находят широкое применение в микробиологической практике, поскольку разные виды микроорганизмов различаются по способности усваивать (ассимилировать) разные виды углеводов и их производных. Эту особенность учёные-микробиологи используют при культивировании бактерий и грибов на так называемых *диагностических питательных средах*. Они содержат какой-либо один углевод и позволяют установить вид микроорганизма по наличию или отсутствию его роста на питательной среде известного состава.

Эфиры. Моносахариды обладают способностью при взаимодействии с кислотами образовывать эфиры. Особо важны *фосфорные эфиры* моносахаридов, поскольку именно в виде своих фосфорных эфиров моносахариды участвуют в обменных процессах в организме.

Процесс их образования получил название *фосфорилирования сахаров*. Обычно фосфорнокислый остаток замещает атом водорода при C1, C5 или C6, в результате чего образуются соответствующие эфиры (2.15).

Фосфорилированные моносахариды присутствуют в составе ряда важнейших биоорганических соединений — ДНК, РНК, АТФ, НАДФ и др.



Аминосахариды. При замещении одного гидроксила в молекуле моносахарида на группу $-\text{NH}_2$ образуются соединения, называемые *аминосахаридами*. Их значение в биологических средах определяется тем, что они входят в состав сложных биоорганических соединений, играющих ключевую роль в организмах.

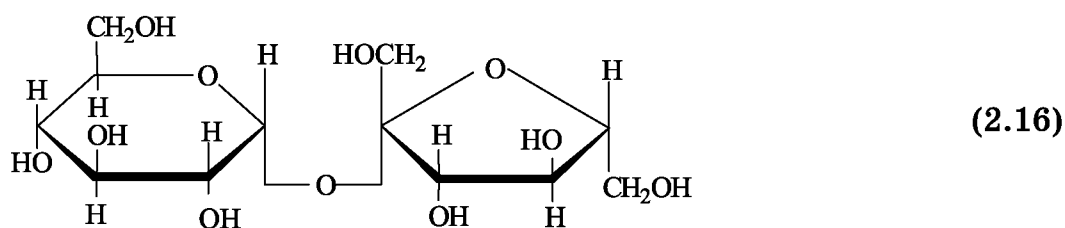
Наиболее часто в организмах присутствуют аминосахариды *D-глюкозамин* и *D-галактозамин*, которые являются производными соответственно D-глюкозы и D-галактозы: $\text{CH}_2\text{OH}-(\text{CHOH})_3-\text{CH}(\text{NH}_2)-\text{CONH}_2$.

Эти аминосахариды встречаются почти исключительно в виде *N*-ацетильных производных, то есть соединений, у которых в аминогруппе атом водорода замещен на ацетильный остаток ($\text{CH}_3\text{CO}-$).

Соединяясь с пептидами, аминосахара образуют сложные биоорганические соединения — *пептидогликаны*. Одно из таких соединений, называемое *муреином*, имеет прочную механическую структуру и составляет основу клеточных стенок бактерий. В состав муреина входит *N*-ацетил-глюкозамин, соединенный с аминокислотами.

Олигосахариды, или полисахариды 1-го порядка. Напомним, что к этой группе отнесены углеводы, молекулы которых состоят из 2–4 остатков моносахаридов.

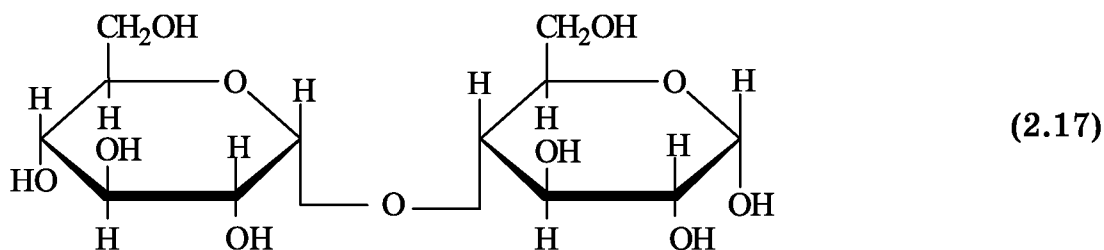
Сахароза. Если молекулы глюкозы и фруктозы соединятся между собой, то в результате получится соединение, без которого многие из нас не представляют своего существования, — сахароза (2.16).



Как видно из приведённой формулы, сахароза — это *дисахарид*, образованный α -D-глюкозой и β -D-фруктозой при помощи гликозидной связи $\text{C}_1-\text{O}-\text{C}_5$. Это один из самых распространённых в природе дисахаридов, известный под названием тростникового или свекловичного сахара, так как весь сахар получают в основном из сока сахарного тростника и сахарной свёклы. Довольно много сахарозы содержится в соке берёзы, клёна, пальмы и других растений. Углеводы перемещаются по растению в основном в форме сахарозы: она составляет 80% веществ, растворённых в соке флоэмы.

Сахароза принадлежит к числу дисахаридов, легко сбраживаемых дрожжевыми грибами. Распад сахарозы на моносахариды (глюкозу и фруктозу) ускоряет фермент *сахараза* (*инвертаза*). На этом, в частности, основано использование сахарозы для приготовления кваса или вина.

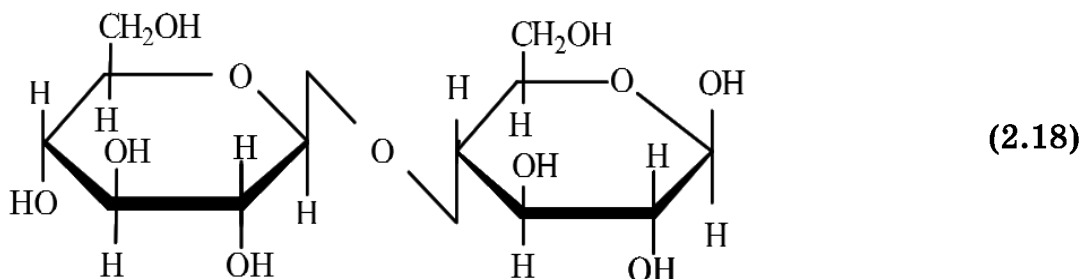
Мальтоза — это дисахарид, состоящий из двух остатков α -D-глюкозы, соединенных гликозидной связью C₁–O–C₄ (2.17).



Этот углевод образуется в растениях и животных как промежуточный продукт гидролиза крахмала. Особенно много мальтозы содержат прорастающие семена ячменя. Проросшие, высушенные и измельченные семена ячменя называют солодом (от *англ.* malt); от этого продукта переработки ячменного зерна и произошло наименование мальтозы, которую иногда называют солодовым сахаром. Подобно сахарозе, мальтоза сбраживается дрожжами, на чём основано пивоварение.

Целлобиоза — это дисахарид, который является основным строительным материалом клетчатки (целлюлозы), с чем и связано его название. В свободном виде этот углевод содержится в соке деревьев и в прорастающих семенах.

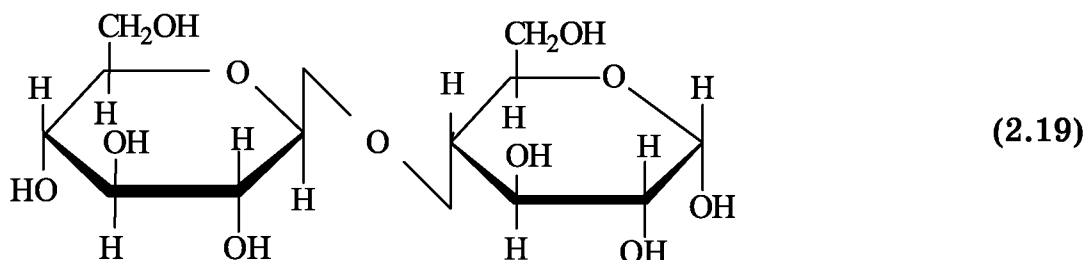
Подобно мальтозе, целлобиоза состоит из двух остатков D-глюкозы. Однако если мальтозу образуют молекулы α -глюкозы, то целлобиозу — молекулы β -формы глюкозы, соединенные гликозидной связью C1–O–C4 (2.18).



Лактоза, или *молочный сахар*, — это единственный дисахарид, который синтезируется в организме животных и человека (в молочных железах). Поэтому лактоза, содержание которой в молоке составляет 4–6%, играет исключительную роль в жизни млекопитающих.

Лактозу способны сбраживать многие молочнокислые бактерии и лишь некоторые виды особых дрожжевых грибов (*молочных дрожжей*). К их числу принадлежат дрожжи рода *торула* (*Torulla*), используемые для переработки молока в кефир или кумыс.

Молекула лактозы состоит из остатков β -D-галактозы и α -D-глюкозы, соединенных гликозидной связью C1–O–C4 (2.19).



* * *

Важнейшим свойством моносахаридов и дисахаридов является их сладкий вкус. Сладость этих углеводов может колебаться в довольно широких пределах. Самый сладкий углевод — фруктоза, а лактоза почти безвкусна (табл. 4). Не имеют сладкого вкуса высокомолекулярные полисахариды (2-го порядка), к рассмотрению которых мы переходим.

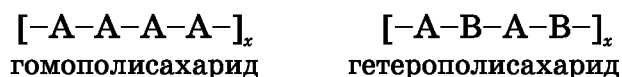
Таблица 4

Сладость некоторых углеводов
и их производных относительно сахарозы

Соединение	Сладость, %	Соединение	Сладость, %
Сахароза (эталон)	100	Глицерин	48
Фруктоза	173	Мальтоза	32
Глюкоза	74	Галактоза	32
Сорбит	48	Лактоза	16

Высокомолекулярные полисахариды (полисахариды 2-го порядка). Если произойдёт соединение более 4 молекул моносахаридов, то образуется молекула *полисахарида 2-го порядка*. Нередко такие углеводы называют *несахароподобными* из-за отсутствия у них сладкого вкуса.

Если молекулу полисахарида построят одинаковые моносахариды, то появятся соединения, называемые *гомополисахаридами*, а если в синтезе примут участие разные моносахариды, то появятся *гетерополисахариды*:



A и B — остатки моносахаридов.

Большинство полисахаридов этой группы обладают малой растворимостью в воде, но, подобно другим высокомолекулярным соединениям, они образуют коллоидные растворы. Для них характерны явления набухания и застудневания, что широко используется в промышленности. Рассмотрим важнейшие полисахариды.

Гомополисахариды. Наиболее распространенные в природе углеводы этой группы — *крахмал, инулин, целлюлоза и хитин*.

Крахмал — основное запасное вещество растений. В растениях крахмал находится в виде крахмальных зёрен, которые имеют разнообразную форму (овальную, сферическую или неправильную, рис. 11). Размеры крахмальных зерен колеблются от 0,002 до 0,15 мм, поэтому их можно увидеть только под микроскопом. Наиболее крупные зёрна у *картофеля*, а самые мелкие — у *риса* и *гречихи*. Форма и размеры крахмальных зёрен очень характерны для каждого растения, поэтому микроскопическое исследование всегда позволяет обнаружить примеси одного продукта к другому (например, примеси кукурузной или овсяной муки в пшеничной муке).

В холодной воде крахмальные зёрна не растворяются, а только набухают. Если взвесить крахмальных зёрен в воде постепенно нагревать, то они набухают всё сильнее, после чего их структура разрушается. Крахмал при этом образует чрезвычайно вязкий коллоидный раствор — крахмальный клейстер.

Полисахариды крахмала представлены двумя высокомолекулярными соединениями, которые называются *амилозой* и *амилопектином* (от греч. амилон —

крахмал, пектос — студнеобразный). Эти полисахариды различаются физическими и химическими свойствами.

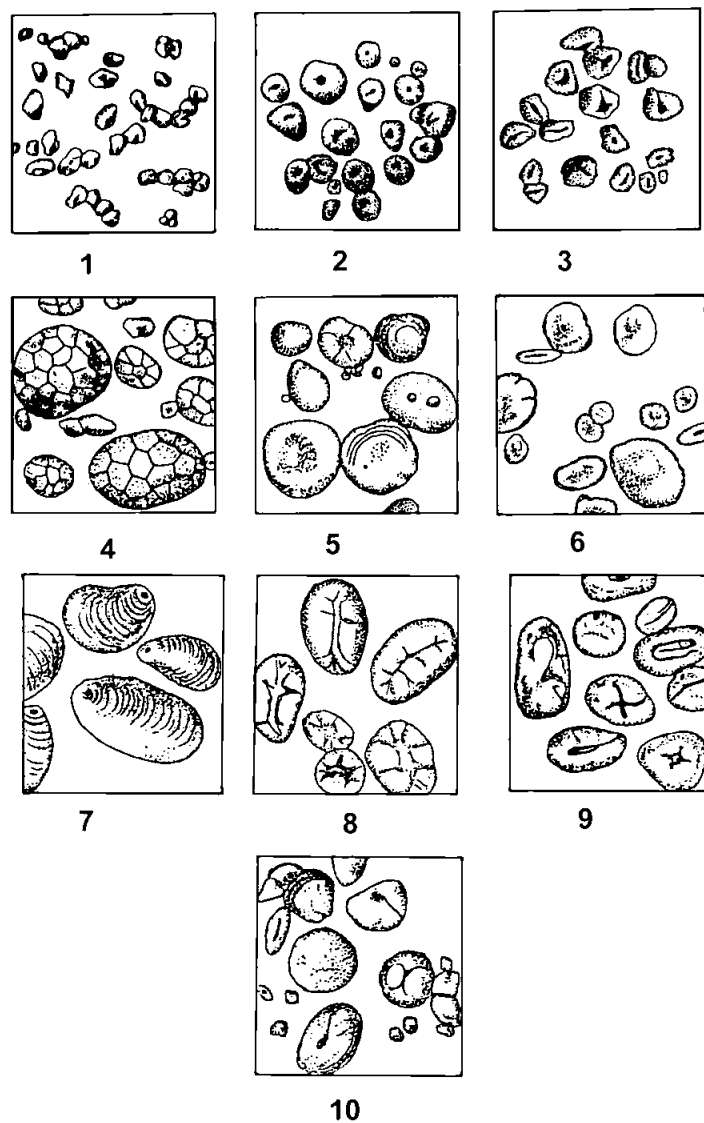
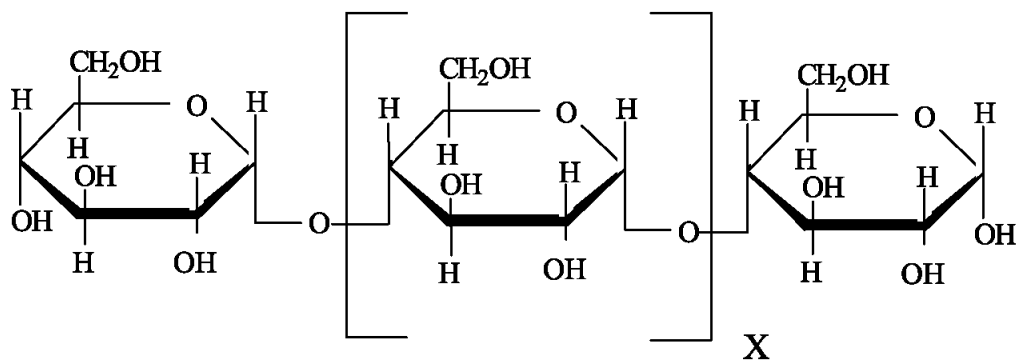


Рис. 11

Формы зёрен крахмала:

1 — гречиха; 2 — кукуруза; 3 — рис; 4 — овёс; 5 — ячмень; 6 — рожь;
7 — картофель; 8 — бобы; 9 — горох; 10 — пшеница.

Амилоза имеет молекулярную массу от 100 000 до 400 000 и легко растворяется в тёплой воде. Молекула амилозы состоит из остатков α -D-глюкозы, соединенных гликозидной связью C1–O–C4 (2.20).



(2.20)

В результате молекула амилопектина приобретает не линейную, а разветвлённую структуру (см. рис. 12), которая обуславливает присущие этому полисахариду свойства.

Обе фракции крахмала дают окрашивание с йодом в растворе KI, однако при этом амилоза окрашивается в чисто-синий цвет, а амилопектин в красно-фиолетовый. Окрашивание не является результатом химического взаимодействия, а обусловлено адсорбцией йода крахмалом. Содержание амилозы и амилопектина в крахмале некоторых видов растений приведено в таблице 5.

Таблица 5

Состав полисахаридной фракции крахмала

Растение	Амилоза, %	Амилопектин, %
Картофель (клубни)	19–22	78–81
Пшеница (зерно)	24	76
Кукуруза (зерно)	21–23	77–79
Рис (зерно)	17	83
Яблоня (плоды)	100	0

Если крахмал медленно нагревать в кислой среде, то его гигантские молекулы вначале распадаются на более простые полисахариды меньшей молекулярной массы. Эти «осколки» крахмала получили название *декстринов*. По мере расщепления декстринов постепенно изменяется характер их окрашивания йодом: на смену сине-фиолетовой окраске приходит красновато-бурая, а затем окраска исчезает. Дальнейшая тепловая обработка приводит к распаду декстринов на молекулы D-глюкозы.

В биологических средах под действием фермента *амилазы*, которая содержится в проросшем зерне, в слюне и в соке поджелудочной железы, происходит расщепление (*осахаривание*) крахмала с образованием конечного продукта — мальтозы.

При производстве пива осахаривание крахмала в мальтозу, то есть *солодование ячменя*, является одной из обязательных стадий пивоварения. Это обусловлено тем, что дрожжи, используемые в пивоварении, не способны расщеплять крахмал, но сбраживают мальтозу в этиловый спирт.

Инулин. В последние годы в диетическом питании всё большую популярность завоевывает многолетнее растение семейства Астровые (Сложноцветные) *топинамбур*, или *земляная груша*. Это растение принадлежит к тому же ботаническому роду, что и подсолнечник. Его научное название *гелиантус туберозус* (*Helianthus tuberosus*), или *подсолнечник клубненосный*.

Топинамбур был завезен в Европу из Северной Америки в XVII в. вместе с индейцами племени *топинамбас*, с которыми связано название этого растения. На своей родине топинамбур был введён в культуру задолго до прихода европейцев, но позднее оказался вытесненным картофелем. Клубни растения используют в пищу в свежем виде, а также варят, жарят и высушивают, делают из них муку, лекарственные сборы, заваривают вместо чая. Особенно большую роль продукты из топинамбура играют в питании больных сахарным диабетом.

Как оказалось, в клубнях топинамбура вместо крахмала содержится полисахарид *инулин* (16–18%). Богаты инулином и такие известные растения, как георгин, одуванчик и цикорий. Название этого углевода происходит от латинского названия *девясила*, или *инулы* (*Inula helenium*), — лекарственного растения, корневища которого также содержат инулин.

Инулин — это высокомолекулярный углевод, растворимый в воде. Он имеет молекулярную массу 5000–6000, а при гидролизе в кислой среде распадается на молекулы D-фруктозы, то есть является *полифруктозидом*. Широкое использо-

вание инулина в диетическом и лечебном питании имеет глубокое обоснование: этот углевод легко усваивается организмом человека и поэтому успешно замещает крахмал и сахарозу.

Примечательно, что наряду с инулином в растениях обнаружены и другие углеводы, которые представляют собой полифруктозиды. Например, в стеблях и листьях *ржи* обнаружены *левулин*, состоящий из двух остатков фруктозы, и *секалин* (от научного названия ржи *Secale cereale*), содержащий четыре остатка фруктозы. В зрелых зёрнах того же растения биохимики нашли углевод *граминин*, который содержит 10 фруктозных остатков. Полифруктозиды этих растений служат важной транспортной формой углеводов, на долю которых приходится до 80% веществ, растворённых в соке сосудов флоэмы.

Гликоген. Если крахмал и инулин служат запасными полисахаридами растений, то в организме грибов, животных и человека эту функцию выполняет гликоген. Поэтому нередко гликоген называют животным крахмалом. Он постоянно синтезируется организмом животного и человека и накапливается во всех его тканях (табл. 6).

Наибольшее количество гликогена накапливают клетки печени и мышц, где он концентрируется в виде аморфных зёрен и глыбок (рис. 13). Примечательно, что в дрожжах содержание гликогена может достигать 40% от массы сухих клеток, что вдвое превышает его количество в клетках печени животных (20% от массы органа).

Таблица 6

Содержание гликогена в органах и тканях в процентах к его общему количеству в организме

Органы, ткани	Гликоген, %
Печень	37,5
Мышцы	44,2
Кости	9,2
Кожа	4,5
Сердце	0,2
Кровь	0,015

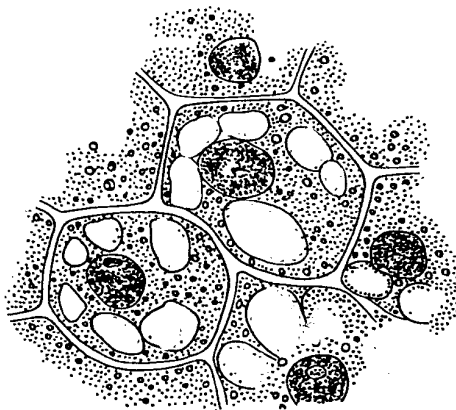


Рис. 13

Скопления (глыбки) гликогена в клетках печени

Структура гликогена очень близка к строению амилопектина — компонента крахмала. Оба полисахарида состоят из остатков α -D-глюкозы, соединенных между собой гликозидными связями двух типов: C1–O–C4 и C1–O–C6. При кипяче-

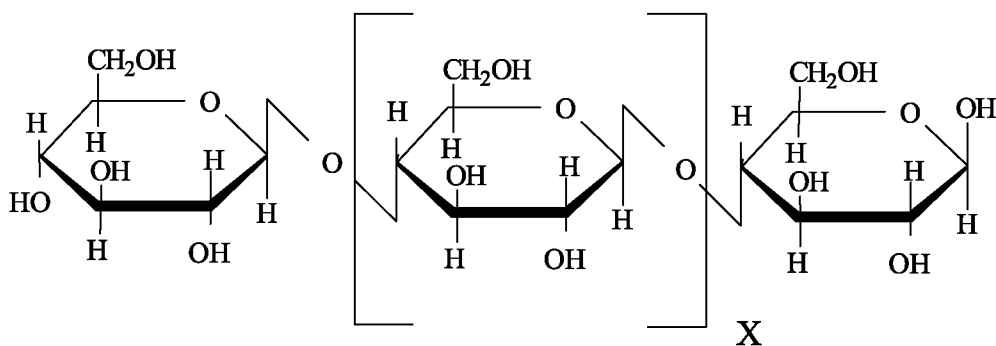
нии с кислотами гликоген, как и крахмал, образует α -D-глюкозу и окрашивается йодом (в красно-коричневый или красно-фиолетовый цвет).

Гликоген отличается от амилопектина прежде всего своей молекулярной массой, которая достигает 3 млрд (в среднем от 200 до 600 млн). Молекулы гликогена отличаются более плотной, компактной глобулярной структурой, которую часто сравнивают с ягодами малины или шелковицы (см. рис. 12).

Гликоген играет важнейшую роль в углеводном обмене организма. Распад гликогена служит источником глюкозы — легкоусвояемого углевода. Синтез гликогена из глюкозы предупреждает её избыточное накопление в организме и способствует поддержанию постоянной концентрации этого моносахарида в крови. Эти процессы находятся под контролем гормонов *инсулина* и *глюкагона*.

Целлюлоза, или *клетчатка*, — это главный структурный полисахарид растений, название этого углевода подчёркивает его роль в построении клеточных стенок (от *лат. cellula* — клетка), которые придают растениям механическую прочность. Например, волокно хлопчатника — это почти чистая целлюлоза; древесина содержит 50–70%, а листья растений — 15–30% целлюлозы.

Клетчатка нерастворима в воде, но набухает в ней. При слабом гидролизе в присутствии специфического фермента *целлюлазы*, найденного у некоторых бактерий, грибов и в прорастающих семенах растений, из клетчатки получается дисахарид *целлобиоза*. В молекуле клетчатки остатки целлобиозы связаны гликозидными связями C1–O–C4 (2.22).



(2.22)

Примечательно, что пищеварительные ферменты высших животных и человека не расщепляют целлюлозу. Но благодаря микробному населению пищеварительного тракта происходит разрушение клетчатки с образованием усвояемых продуктов распада. Особо важную роль эти микроорганизмы играют в жизни травоядных жвачных животных.

С помощью рентгеноструктурного анализа было установлено, что молекулы клетчатки не имеют разветвлений, а построены строго линейно, как и у амилозы крахмала. Число остатков D-глюкозы в молекуле клетчатки достигает нескольких тысяч, что определяет высокую молекулярную массу целлюлозы (10–20 млн).

Нитевидные молекулы клетчатки соединяются в пучки, называемые *мицеллами*. Каждая мицелла состоит приблизительно из 60 молекул клетчатки. Соединение отдельных молекул клетчатки в мицеллы происходит благодаря *водородным связям*. Они образуются за счёт как водородных атомов спиртовых групп самой клетчатки, так и адсорбированных молекул воды (при увлажнении клетчатки), рисунок 14.

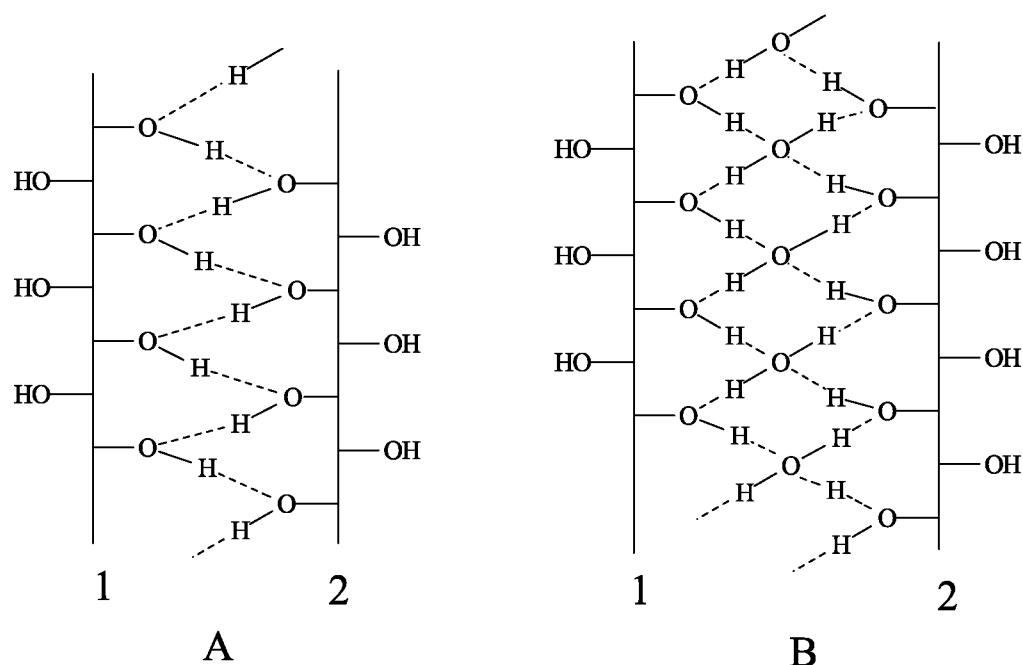


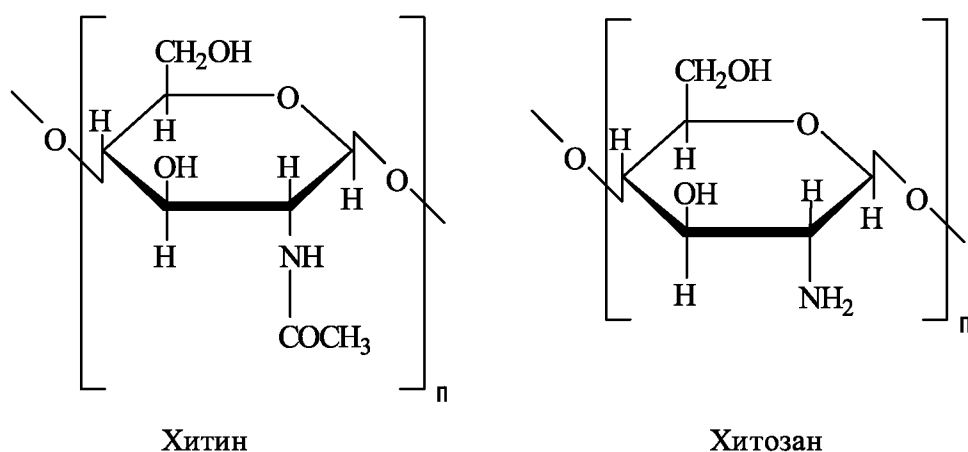
Рис. 14

Водородные связи между молекулами целлюлозы:

А — в сухом состоянии; В — в увлажненном состоянии; 1 и 2 — молекулы целлюлозы.

Хитин — широко распространённый в природе структурный полисахарид. Но, в отличие от целлюлозы, он характерен для представителей не растительного, а животного царства. Этот углевод образует основу покровных тканей членистоногих; одни только крабы синтезируют около 1 млн т хитина в год. Обнаружен хитин и в кутикуле круглых червей (нематод), а также у многих грибов в составе клеточных стенок.

Хитин отличается очень плохой растворимостью. В биологических системах разрушение этого полисахарида происходит под воздействием фермента *хитиназы*, которая обнаружена в растениях и клетках микроорганизмов. Элементарной структурной единицей хитина является *N*-ацетил- β -D-глюкозамин, соединённый гликозидными связями C1–O–C4 в линейную молекулу (2.23).



(2.23)

Наряду с хитином в животных, растениях и грибах обнаружен полисахарид, близкий к нему по строению, — *хитозан*. Как следует из приведённой формулы, хитозан представляет собой полисахарид, построенный из остатков аминосахари-

да β -D-глюкозамина. После специальной обработки хитозан можно растворять в воде, на чём основано, например, приготовление косметических и лекарственных препаратов. Эти препараты применяют для устранения в организме человека дефицита важного полисахарида *гиалуроновой кислоты* (см. ниже).

Пектиновые вещества представляют собой высокомолекулярные полисахариды, содержащиеся в большом количестве в растительных тканях, особенно в ягодах, фруктах, клубнях и стеблях растений. Они составляют основную часть межклеточного вещества тканей растений, а также участвуют вместе с целлюлозой в построении клеточных стенок. Молекулярная масса пектина различна в зависимости от его происхождения (табл. 7).

Таблица 7

Молекулярная масса пектина различного происхождения

Источник пектина	Молекулярная масса, Да
Корнеплоды сахарной свеклы	20 000–25 000
Плоды груши, яблони, сливы	25 000–35 000
Плоды апельсина	40 000–50 000

В растениях пектиновые вещества присутствуют в виде нерастворимого *протопектина*, который переходит в растворимый *пектин* после обработки разбавленными кислотами или под действием особого фермента — *пектиназы*. Ферменты пектиназы служат одним из орудий агрессии паразитических грибов и бактерий, с помощью которого они внедряются в растительные ткани.

Растворимый пектин представляет собой полисахарид, состоящий из остатков галактуроновой кислоты, которая присутствует в нём в виде своего метилового эфира.

Гидролиз пектиновых веществ происходит также при обработке растительных волокон, например льна. Процесс мочки льна основан на том, что под действием особых ферментов пектиназ, продуцируемых микроорганизмами, происходит отделение волокон друг от друга.

Характерным и важным свойством пектина является его способность набухать и образовывать *студни*. При этом развивается высокое *коллоидно-осмотическое давление*, благодаря которому происходит поглощение клетками корня почвенной воды и растворенных в ней питательных веществ.

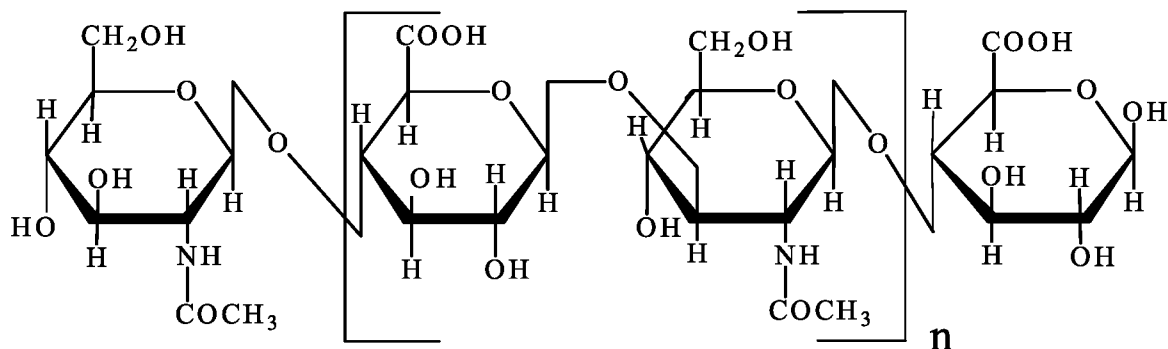
Пектиновые вещества играют важную роль при созревании, хранении и промышленной переработке плодов и овощей. Во время развития плодов протопектин накапливается в клеточных стенках в значительных количествах (например, в яблоках, грушах, плодах цитрусовых культур). Превращение протопектина в растворимый пектин происходит при созревании плодов, поэтому зрелые плоды более мягкие и сочные, чем незрелые.

Гетерополисахариды. Молекула гетерополисахарида состоит из остатков различных моносахаридов. Важную роль в организме человека и животных играют гетерополисахариды *гиалуроновая кислота* и *гепарин*.

Гиалуроновая кислота — важнейшая составная часть межклеточного вещества тканей животных и человека. Особенно много её содержат кожа, сухожилия, стекловидное тело глаза.

Молекулярная масса гиалуроновой кислоты варьирует от 270 000 до 500 000. Этот гетерополисахарид содержит два различных структурных компонента — уже знакомые нам *N-ацетил- β -D-глюкозамин* (элементарную единицу хитина, формула

(2.23)) и *глюкуроновую кислоту*, продукт окисления глюкозы. Между собой эти фрагменты соединены гликозидными связями C1–O–C4 и C1–O–C3 (2.24).



(2.24)

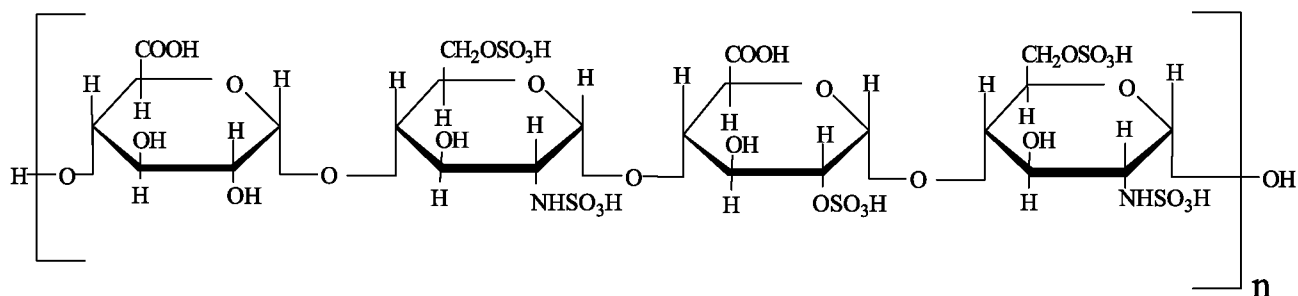
Этому полисахариду свойственны разнообразные функции. Карбоксильные группы ($-\text{COOH}$) остатков глюкуроновой кислоты обладают сильной гидратацией, благодаря чему полисахарид связывает 10 000-кратный объём воды. В результате формируются *гели*, стабилизатором которых служит гиалуроновая кислота.

Гиалуроновая кислота играет роль смазки, поэтому её много в сухожилиях, коже и хрящах. Высокие вязкость и липкость этого углевода делают его важным барьером на пути микроорганизмов, проникающих внутрь соединительной ткани. Этот барьер способны разрушать болезнетворные для человека и животных микроорганизмы. Для этого они «вооружены» особым ферментом — *гиалуронидазой*, расщепляющей (деполимеризующей) гиалуроновую кислоту.

В организме животных и человека также синтезируется гиалуронидаза. Этот фермент регулирует обмен гиалуроновой кислоты в тканях, существенно влияя на транспорт веществ в системе «клетка — межклеточное пространство».

Гепарин — это гетерополисахарид, который можно обнаружить в различных тканях животного и человека — в печени, крови, лёгких, селезёнке и др. Главная функция гепарина — предотвращение свёртывания крови. В частности, он подавляет образование *фибрина* из *фибриногена*. В качестве *антикоагулянта* (от *греч.* анти — против, *лат.* coagulatio — свёртывание, затверждение) гепарин широко применяют в медицине и ветеринарии как лекарственное средство для предупреждения образования тромбов в сосудах.

Молекулярная масса гепарина колеблется от 10 000 до 15 000. Он состоит из двух компонентов — остатков *глюкуроновой кислоты* и α -*глюкозамина*, а также их сульфозэфиров (2.25).



(2.25)

Агар-агар — высокомолекулярный полисахарид, содержащийся в некоторых морских водорослях. В Российской Федерации агар-агар добывают из багряной водоросли анфельции, произрастающей в Белом, Баренцевом и Балтийском морях, а также на Дальнем Востоке.

Агар-агар представляет собой смесь двух полисахаридов, основными структурными элементами которых служат *галактоза* и *глюкуроновая кислота*, а также сульфэфиры этих моносахаридов.

В холодной воде агар-агар нерастворим, но растворяется в ней при нагревании. Водные растворы агар-агара при охлаждении застывают в виде студня, благодаря чему агар-агар используют в микробиологии для приготовления твёрдых питательных сред при культивировании бактерий и грибов. Агаризированные питательные среды прозрачны, что позволяет наблюдать особенности роста и развития колоний микроорганизмов не только на поверхности, но и в глубине питательного субстрата. Агар-агар применяют и в кондитерском производстве для приготовления желе, пастилы, мармелада, джемов.

ФУНКЦИИ И ОБМЕН УГЛЕВОДОВ

Как мы убедились, углеводы характеризуются большим разнообразием химического строения. Структурному разнообразию углеводов соответствуют и весьма многообразные функции этих биоорганических соединений.

Энергетическая функция углеводов заключается в том, что во всех без исключения организмах эти соединения служат тем материалом, при окислении которого высвобождается энергия. Примеры, иллюстрирующие энергетическую функцию углеводов, приведены в этом разделе, а также в разделе 5.

Структурная функция углеводов свойственна в первую очередь высокомолекулярным полисахаридам (целлюлозе, пектиновым веществам, хитину, гиалуроновой кислоте). Важная роль в построении мембран, клеточных стенок бактерий и других структур принадлежит сложным соединениям углеводов с белками и липидами — *гликопротеинам* и *гликолипидам*.

Метаболическую функцию, то есть участие в создании других органических веществ, выполняют разнообразные промежуточные продукты превращения углеводов, с которыми нам предстоит познакомиться ниже.

Защитную функцию выполняют в первую очередь углеводы, входящие в состав *камеди* и *слизей*, выделяемых растениями, животными и микроорганизмами. Слизистые выделения многих животных защищают их организм от обезвоживания, нападения хищников и паразитов. Аналогичную роль играют эти вещества у грибов и бактерий. Растение «залечивает» свои раны камедью (или гумми), которая представляет собой клеточный сок, застывающий на воздухе в виде густого сиропа или смолистого вещества.

Растворённые в цитоплазме растительной клетки углеводы (например, сахароза) существенно повышают её устойчивость к низким температурам. В этом состоит **криопротекторная** функция углеводов.

Рецепторную функцию, а также функцию *избирательного взаимодействия* выполняют углеводные фрагменты сложных биоорганических соединений, в первую очередь гликопротеинов и гликолипидов, входящих в состав мембран клеток, а также олигосахаридные фрагменты *белков-иммуноглобулинов*. Последние осуществляют распознавание и связывание *антигенов* бактерий, вирусов

и др. В настоящее время известно более 250 ферментов, молекулы которых несут углеводные фрагменты, избирательно взаимодействующие с другими органическими соединениями.

Таким образом, углеводы, наряду с белками и нуклеиновыми кислотами, являются *информационными молекулами*, ответственными за взаимодействие на молекулярном уровне.

Многие функции углеводов осуществляются в процессе их превращений, которые идут по двум основным направлениям:

1) *синтез*, или *ассимиляция*;

2) *распад*, или *диссимиляция*. В свою очередь, синтез углеводов может быть *первичным* и *вторичным*.

Первичный синтез заключается в синтезе углеводов из неорганических соединений. Он протекает в клетках автотрофных организмов — растений и некоторых бактерий. В зависимости от энергетического ресурса первичного синтеза углеводов различают *фотосинтез* и *хемосинтез*, а среди автотрофных организмов выделяют соответственно *фотосинтетиков* и *хемосинтетиков*.

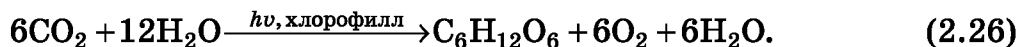
Вторичный синтез, который заключается в синтезе углеводов из других органических соединений, протекает как у автотрофных, так и у гетеротрофных организмов. Рассмотрим важнейшие этапы углеводного обмена в организмах.

Фотосинтез. Слово «фотосинтез» буквально означает создание или сборку чего-либо под действием света.

В биологии под фотосинтезом понимают процесс, посредством которого растения или фотосинтезирующие бактерии на солнечном свете синтезируют органические соединения из неорганических веществ. С химической точки зрения такой синтез представляет собой *восстановление* неорганического соединения углерода в форме CO_2 в органическое соединение $(\text{CH}_2\text{O})_n$.

Поскольку синтез органических веществ нуждается в источнике энергии, фотосинтез можно определить как *превращение энергии света в свободную (химическую) энергию органических соединений, протекающее в биологических системах*.

Процесс фотосинтеза обычно выражают суммарным уравнением (2.26), из которого видно, что поглощаемая растением углекислота в присутствии воды восстанавливается до органического соединения углерода; это сопровождается выделением свободного (молекулярного) кислорода.



В этом уравнении — основа существования жизни на Земле. Действительно, ведь фотосинтез — это основной источник органических веществ и кислорода на нашей планете. Подсчитано, что расход O_2 (в процессе дыхания организмов и сжигания топлива) составляет в масштабах Земли 10 000 т в 1 с. При такой скорости потребления весь кислород в атмосфере должен был бы иссякнуть через 3000 лет. В действительности расход кислорода и органических веществ компенсируется деятельностью фотоавтотрофных организмов.

Фотосинтез — весьма сложный процесс, в котором различают две фазы — *световую* и *темновую*. Превращения веществ и энергии, протекающие только на

свету, составляют световую фазу фотосинтеза. Процессы, не требующие света, протекают как на свету, так и в темноте; они составляют темновую фазу фотосинтеза.

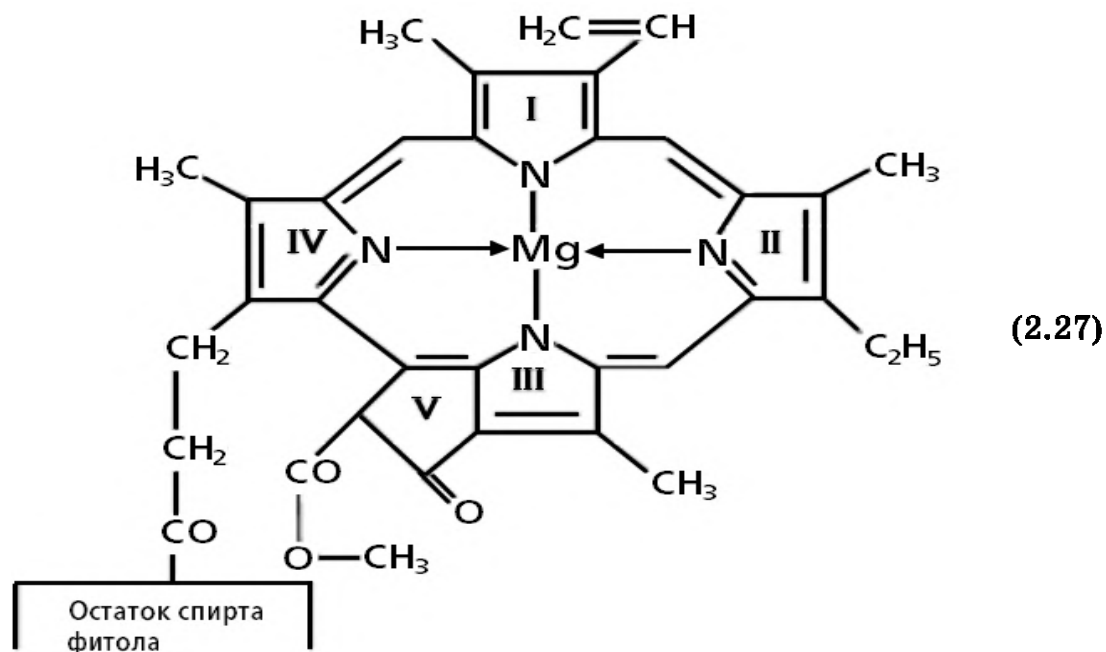
Фотохимические реакции фотосинтеза. Все фотосинтезирующие организмы содержат один или несколько органических пигментов, способных поглощать видимый свет и запускать фотохимические реакции фотосинтеза. Впервые индивидуальные фотопигменты выделил из растений и исследовал русский ботаник Михаил Семенович Цвет в 1906 г.



Михаил Семенович Цвет (1872–1919)

Фотосинтетические пигменты характеризуются большим разнообразием. В растениях главными фотопигментами служат сходные по строению *хлорофилл а* (его формула $C_{55}H_{72}N_4O_5Mg$) и *хлорофилл b* ($C_{55}H_{70}N_4O_5Mg$).

Молекула хлорофилла (2.27) состоит из «головки», в основе которой лежит *гем* — *порфириновое ядро*, образованное четырьмя *пиррольными* (I–IV) и *циклопентановым* (V) кольцами, а также остатка спирта *фитола*. Пирролом называют гетероциклическое соединение, состоящее из четырёх атомов углерода и одного атома азота.



Хлорофилл имеет два максимума поглощения света — в сине-фиолетовой области спектра (длина волны 430 нм) и в красной области (660 нм). Поглощение

света в сине-фиолетовой части спектра обеспечивается системой сопряжённых одинарных и двойных связей *порфиринового* ядра. Поглощение света в красной области спектра обусловлено наличием *циклопентанового* кольца (V) и присутствием атома магния в порфириновом ядре.

Фотопигменты бактерий (*бактериохлорофиллы*) способны осуществлять фотосинтез не только в видимой части спектра, но и за её пределами — в области инфракрасных лучей (800–1035 нм), рисунок 15. Благодаря этим особенностям фототрофные бактерии приспособились к жизни в таких местообитаниях, куда не проникают лучи видимого света, а есть лишь инфракрасное излучение (почва, глубины морей, внутренние органы животных).

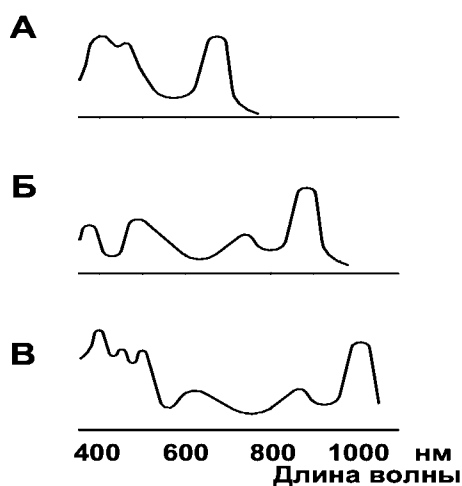
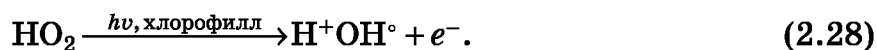


Рис. 15

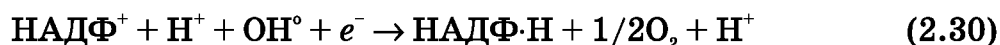
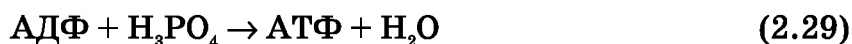
Спектры поглощения фотопигментов:

А — растения; Б — зеленые серные бактерии; В — пурпурные несерные бактерии.

Механизмы избирательного поглощения хлорофиллом света хорошо изучены. Поглощение кванта света сопровождается переходом молекулы хлорофилла в возбужденное состояние, в результате чего он запускает систему фотохимического разложения (фотолиза) воды (2.28). Вода при этом становится донором протонов (H^+), электронов (e^-) и гидроксильных радикалов (OH°):



Образующиеся протоны участвуют в синтезе АТФ из АДФ, то есть в *фотосинтетическом фосфорилировании* (уравнение реакции (2.29)), а также в восстановлении кофермента НАДФ⁺. Электроны обеспечивают восстановление (реактивацию) молекул хлорофилла, а гидроксильные радикалы становятся источником молекулярного кислорода (2.30).



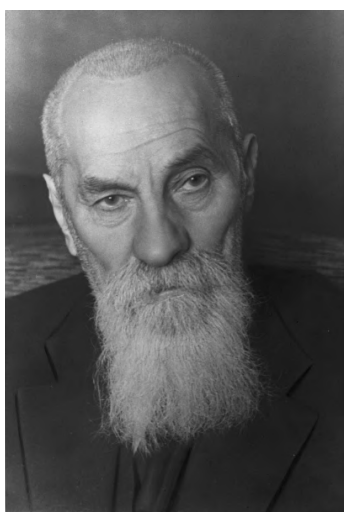
Следовательно, химико-физические свойства хлорофилла обеспечивают:

- 1) избирательное поглощение света;
- 2) трансформацию энергии света в энергию электронного возбуждения;
- 3) преобразование энергии возбуждения электронов в химическую энергию.

Часть поглощённой энергии хлорофилл излучает в виде света; это явление называется *флуоресценцией*. Хлорофилл в растворе флуоресцирует в красной области спектра (668 нм).

Некоторые *анаэробные бактерии* (зелёные серные, пурпурные и др.) используют в качестве доноров протонов и электронов не воду, а другие, не содержащие кислород, соединения (H_2 , H_2S и др.). В этом случае фотосинтез не сопровождается выделением молекулярного кислорода O_2 . Такой фотосинтез получил название *бескислородного*, в отличие от *кислородного фотосинтеза*, который осуществляют растения и аэробные бактерии.

Выдающийся вклад в исследование окислительно-восстановительных процессов, лежащих в основе фотосинтеза, а также в развитие представлений о химической сущности биологического окисления внес биохимик и физиолог растений, основатель отечественной школы биохимиков Алексей Николаевич Бах.



Алексей Николаевич Бах (1857–1946)

Фотопигменты растений находятся в хлоропластах — органеллах клетки, имеющих двухслойные мембраны, автономные ДНК, РНК, рибосомы и относительно независимый синтез белка. В каждой клетке паренхимы листа содержатся до 30–40 хлоропластов, которые значительно увеличивают его светопоглощающую поверхность. На 1 см^2 листа приходится около 200 см^2 поверхности хлоропластов, а на 1 га посева — 1000 га поверхности хлоропластов. На фотосинтез растение использует не более 1,5–2% поглощённой активной солнечной радиации. Остаток поглощённой энергии в основном расходуется на испарение воды с поверхности растения.

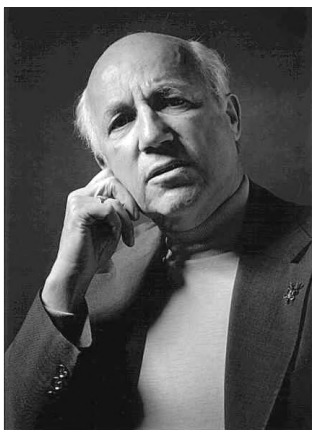
Таким образом, фотохимические процессы, составляющие световую фазу фотосинтеза, завершаются образованием в хлоропластах: 1) *молекулярного кислорода*; 2) *НАДФ·Н — сильного восстановителя*; 3) *АТФ — соединения с большим запасом энергии*.

Последние два соединения, которые называют *ассимиляционной силой фотосинтеза*, в дальнейшем участвуют в химических превращениях, сущность которых изложена ниже и состоит в восстановлении CO_2 до углеводов.

Ассимиляция (фиксация) CO_2 . Судьба продуктов первой (световой) фазы фотосинтеза складывается по-разному. Молекулярный кислород O_2 покидает ткани

растения и улетучивается в атмосферу, АТФ и НАДФ·Н принимают активнейшее участие в химических превращениях, составляющих *темновую фазу фотосинтеза*.

Последовательность химических превращений, лежащих в основе фиксации CO_2 , была раскрыта американскими исследователями во главе с лауреатом Нобелевской премии Мелвином Кальвиным. Поэтому они получили название *цикла Кальвина* (рис. 16). Именно цикличность обеспечивает высокую эффективность, саморегуляцию и непрерывность фотосинтетического восстановления CO_2 .



Мелвин Кальвин (1911–1977)

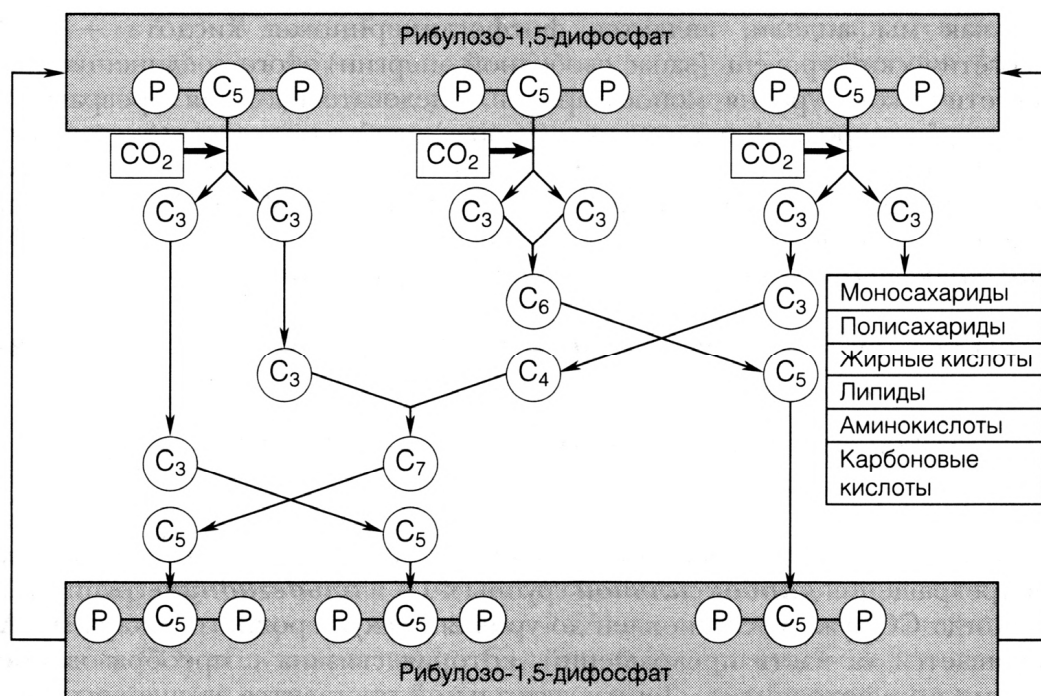


Рис. 16

Схема ассимиляции CO_2 и превращений углеводов в процессе фотосинтеза (цикл Кальвина)

Цикл восстановления CO_2 до углеводов состоит из четырех этапов:

1) карбоксилирование;

2) восстановление;

3) регенерация акцептора CO_2 ;

4) синтез конечных продуктов. Рассмотрим основное содержание этих этапов в упрощенном виде.

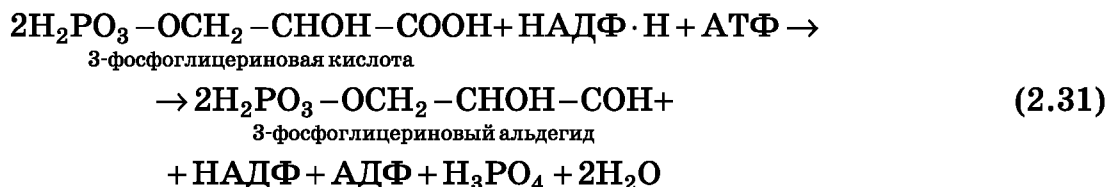
Карбоксилирование — это химическое связывание (присоединение) молекулы CO_2 акцептором углекислоты, протекающее в хлоропластах. Первичным акцептором CO_2 служит уже знакомое нам соединение — 5-углеродный фосфорилированный моносахарид *рибулозо-1,5-дифосфат*, сокращенно *РудФ* (2.8).

В результате присоединения CO_2 к молекуле *РудФ* (уравнение реакции (2.9)) появляются две молекулы *3-фосфоглицериновой кислоты* (сокращенно *ФГК*). Следовательно, результатом карбоксилирования стало удлинение цепочки атомов углерода: одна цепочка из 5 атомов углерода (*РудФ*) превратилась в 2 цепочки, состоящие из 3 атомов углерода каждая (*ФГК*).

Это удлинение произошло за счёт *углерода неорганического соединения* — CO_2 , который в результате превратился в *углерод органического соединения* — *ФГК*. Эту реакцию ускоряет фермент *рибулозодифосфат-карбоксилаза*.

Восстановление. Конечным продуктом первого этапа синтеза углеводов, таким образом, стала фосфоглицериновая кислота — *ФГК*. Энергетический уровень (запас свободной энергии) этого соединения ниже энергетического уровня моносахаридов. Следовательно, для превращения *ФГК* в трёхуглеродный моносахарид (триозу) необходимо затратить энергию.

Теперь вспомним о той «ассимиляционной силе», которая появилась в растении в световую фазу фотосинтеза в форме *АТФ* и *НАДФН*. Именно эти два соединения обеспечивают восстановление *ФГК* в первый углевод — *3-фосфоглицериновый альдегид* (*ФГА*) по суммарному уравнению реакции:



Как видно из уравнения (2.31), *АТФ* и *НАДФН* используются для восстановления *карбоксильной* группы *ФГК* в *альдегидную* группу *ФГА*.

После восстановления CO_2 до уровня трёхуглеродного сахара (*ФГА*) завершается та часть превращений, которая связана с преобразованием энергии при фотосинтезе. Теперь актуальной становится задача восстановления (регенерации) первичного акцептора CO_2 — *рибулозо-1,5-дифосфата* (*РудФ*). Это необходимо для того, чтобы фиксация CO_2 не прекращалась, то есть протекала непрерывно, циклически.

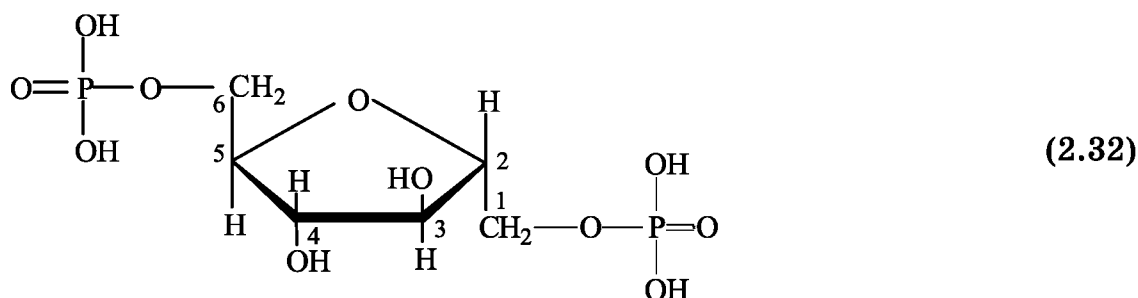
Регенерация *РудФ* для повторной фиксации углекислоты происходит путем сложных последовательных превращений с участием фосфорных эфиров трёх-, четырех-, пяти-, шести- и семиуглеродных моносахаридов. В общих чертах они показаны на рисунке 16.

Примечательно, что из 6 молекул первичного моносахарида — фосфоглицеринового альдегида (*ФГА*) — лишь 1 молекула участвует в синтезе конечных продуктов фотосинтеза. Остальные 5 молекул *ФГА* расходуются на регенерацию *РудФ*, благодаря чему цикл Кальвина замыкается, то есть становится непрерывным.

Таким образом, для синтеза 1 молекулы глюкозы (C_6) должно произойти 6 оборотов цикла Кальвина. В каждом обороте цикла используются 3 молекулы *АТФ* и 2 молекулы *НАДФН*.

Поэтому для синтеза **1 молекулы глюкозы** необходимо **18 молекул АТФ** и **12 молекул НАДФН**. Таков энергетический вклад световой фазы фотосинтеза в его темновую фазу — фиксацию CO_2 .

Синтез конечных продуктов. Конечные продукты фотосинтеза — это в первую очередь моно- и полисахариды. На этом этапе ФГА, первичный моносахарид, частично переходит в свой изомер — **фосфодиоксиацетон (ФДА)**, формула (2.6). В дальнейшем из этих двух триоз синтезируется первый шестиатомный (фосфорилированный) моносахарид — **фруктозо-1,6-дифосфат (2.32)**, который вовлекается в последующие превращения.



Кроме углеводов, в ходе фиксации при фотосинтезе образуются также липиды, аминокислоты и другие соединения (рис. 17).

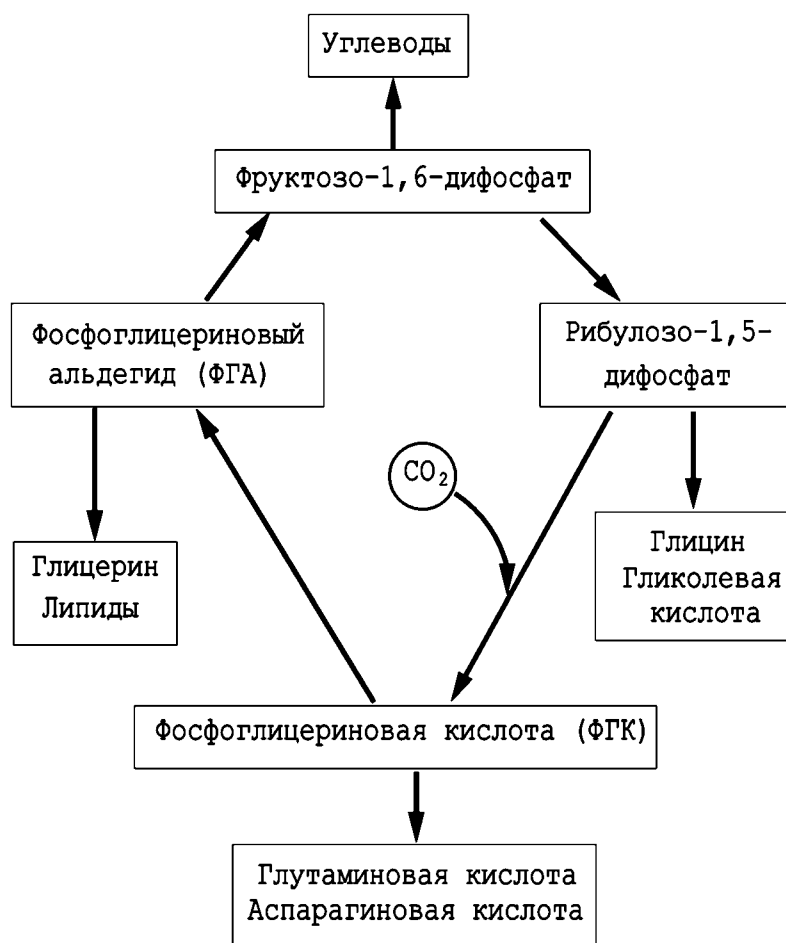


Рис. 17

Промежуточные и конечные продукты фотосинтеза

Завершая обзор основных этапов цикла Кальвина, заметим, что первичными продуктами фотосинтеза в этом цикле служат соединения, состоящие из трёх атомов углерода (ФГК, ФГА, ФДА). Поэтому такой способ фиксации CO_2 получил название *C_3 -пути* фотосинтеза. Большинство растений умеренной зоны, а также фотосинтезирующие бактерии используют именно этот путь восстановления CO_2 . Поэтому такие растения называют *C_3 -растениями*. Но, как оказалось, цикл Кальвина — это не единственный путь фиксации углекислоты.

Среди покрытосеменных растений существует довольно большая группа (более 500 видов), у которых первичными продуктами фиксации CO_2 являются не триозы, а четырёхуглеродные соединения. Поэтому такие растения называют *C_4 -растения*; к ним принадлежат кукуруза, просо, сорго, ананас и сахарный тростник. Эти и некоторые другие виды растений способны связывать CO_2 в соединения, содержащие 4 атома углерода, например в *яблочную кислоту* — $\text{COOH}-\text{CH}(\text{OH})-\text{CH}_2-\text{COOH}$. В дальнейшем эти соединения используются для биосинтеза углеводов, белков, нуклеиновых кислот и липидов.

C_4 -путь фотосинтеза впервые был описан австралийскими учёными, в честь которых получил название *цикла Хетча и Слэка*. Такой тип фотосинтеза позволяет растениям более эффективно ассимилировать CO_2 , поэтому *C_4 -растения* отличаются повышенной продуктивностью.

Фотосинтезирующие бактерии. Растения — это важнейшие, но, как оказалось, не единственные фототрофные организмы на нашей планете. Еще в середине XIX в. стали известны бактерии, содержащие в своих клетках пигменты, похожие на хлорофилл растений.

В настоящее время микробиологи выделяют следующие основные группы фотосинтезирующих прокариот: *зеленые серные бактерии, пурпурные серные бактерии, пурпурные несерные бактерии, цианобактерии, прохлорофиты*.

Фотосинтез у цианобактерий и прохлорофитов по своим химическим особенностям близок к фотосинтезу растений. Исследование химизма фотосинтеза, осуществляемого другими группами бактерий (зелеными и пурпурными), выявило примечательную особенность: эти бактерии не нуждаются в воде, а донорами протонов и электронов для этих бактерий служат молекулярный водород, сера, сероводород и некоторые органические соединения. Химизм такого фотосинтеза может быть, например, таким:



Фотосинтез у этих бактерий не сопровождается выделением свободного кислорода, поэтому он носит название *бескислородного*, или *аноксигенного, фотосинтеза*.

Фотосинтезирующие бактерии делят на две группы по отношению к молекулярному кислороду. Первую составляют строгие аэробы — это цианобактерии и прохлорофиты, вторую — анаэробы. Среди анаэробов выделяют строгих анаэробов (зеленые и пурпурные серные бактерии) и факультативных анаэробов (пурпурные несерные бактерии). Обнаружение среди бактерий анаэробных фотосинтетиков расширило представления о природе фотосинтеза. Оказалось, что фотосинтез не всегда протекает в кислородной среде, но может быть бескислородным.

Фотосинтезирующие пигменты бактерий — *бактериохлорофиллы* — существенно отличаются от пигментов растений (хлорофиллов *a*, *b*) спектральными характеристиками (табл. 8, рис. 15).

Таблица 8

Спектральная характеристика фотопигментов

Пигменты	Максимумы поглощения, нм
Хлорофилл <i>a</i>	420, 660
Хлорофилл <i>b</i>	435, 643
Бактериохлорофилл <i>a</i>	375, 590, 800–810, 830–890
Бактериохлорофилл <i>b</i>	400, 605, 835–850, 1015–1035

Сравнение спектров поглощения пигментов бактерий и растений показывает, что бактерии способны осуществлять фотосинтез не только в видимой части спектра, но также за ее пределами — в области инфракрасных лучей (800–1035 нм). Благодаря этим замечательным свойствам, фототрофные бактерии приспособились к жизни в таких местообитаниях, куда не проникает видимый свет, а есть лишь инфракрасное излучение. Такой уникальной особенностью среди всех известных фототрофных организмов обладают только бактерии — они приспособились фотосинтезировать в темноте.

Раскрытие природы и многообразия форм фотосинтеза у бактерий позволило по-новому оценить распределение этих микроорганизмов по основным местообитаниям и их роль в экосистемах.

Анаэробные фототрофные бактерии — это типичные водные организмы, распространенные преимущественно в пресных и соленых водоемах, причем они способны населять водоемы с очень низким содержанием кислорода. Они часто встречаются в серных источниках, в стоячей воде болот, прудов, озер, нередко сильно загрязненных. Обычны они в морских осадках на литорали, в сульфидсодержащих илах, лагунах. Иногда их можно обнаружить на временно затопляемых почвах рисовых полей и в других подобных местообитаниях.

Многие зеленые и пурпурные бактерии фиксируют азот и поэтому обогащают среду обитания полноценными органическими веществами, выступая таким образом важными первичными продуцентами.

Аэробные фототрофные цианобактерии — это более обширная группа, населяющая как водные биотопы, так и наземные (влажные почвы, поверхность растений и т. д.). Цианобактерии способны приспосабливаться к малоприспособленным для жизни местообитаниям. Они обнаружены, например, в Антарктиде (при температуре -85°C) и в горячих источниках, где температура $+65^{\circ}\text{C}$ не является пределом их выносливости.

Эти микроорганизмы обитают и в пустынных районах, где довольствуются лишь парообразной формой воды и играют важную роль в почвообразовательных процессах. В водоемах, загрязненных органическими отходами, цианобактерии нередко становятся виновниками цветения воды. Это явление считают экологическим бедствием, поскольку вода в итоге оказывается непригодной для использования и нередко приобретает ядовитые свойства. Поэтому массовое размножение некоторых фототрофных бактерий порой становится причиной гибели морских животных.

Прохлорофиты — это симбиотические организмы, обитающие на телах морских беспозвоночных (колониальных асцидий). Они сходны с цианобактериями

по физиологии фотосинтеза, но отличаются набором пигментов и структурой цитоплазматических мембран.

Наряду с представителями царства Бактерии способностью к фотосинтезу обладают некоторые археи — прокариоты, формирующие отдельный домен, или надцарство.

По современным представлениям, фототрофные бактерии — это наиболее древние фотосинтетики на нашей планете, которые появились приблизительно 3 млрд лет назад. Вероятно, им предшествовали некие анаэробные организмы, осуществлявшие брожение. Позднее возникла способность использовать энергию света для ассимиляционных процессов, что привело к появлению зеленых и пурпурных бактерий.

В древности, в условиях бескислородной биосферы, анаэробные бактерии были единственными организмами, способными синтезировать на свету органические соединения из неорганических. Следовательно, наиболее древний тип фотосинтеза — бескислородный. Важнейшим этапом эволюции фототрофных организмов стал их переход к фотолизу H_2O , фотосинтез стал сопровождаться выделением газообразного кислорода, что привело к появлению аэробных организмов — цианобактерий.

Эти бактерии, вероятно, были первыми аэробными фотосинтетиками на нашей планете. Проведенный учеными сравнительный молекулярно-генетический анализ позволяет считать фотосинтезирующие бактерии промежуточным звеном между древними анаэробными бактериями и появившимися позднее водорослями, а затем и высшими растениями. Схема возможной эволюции фотосинтезирующих организмов в биосфере Земли приведена на рисунке 18.

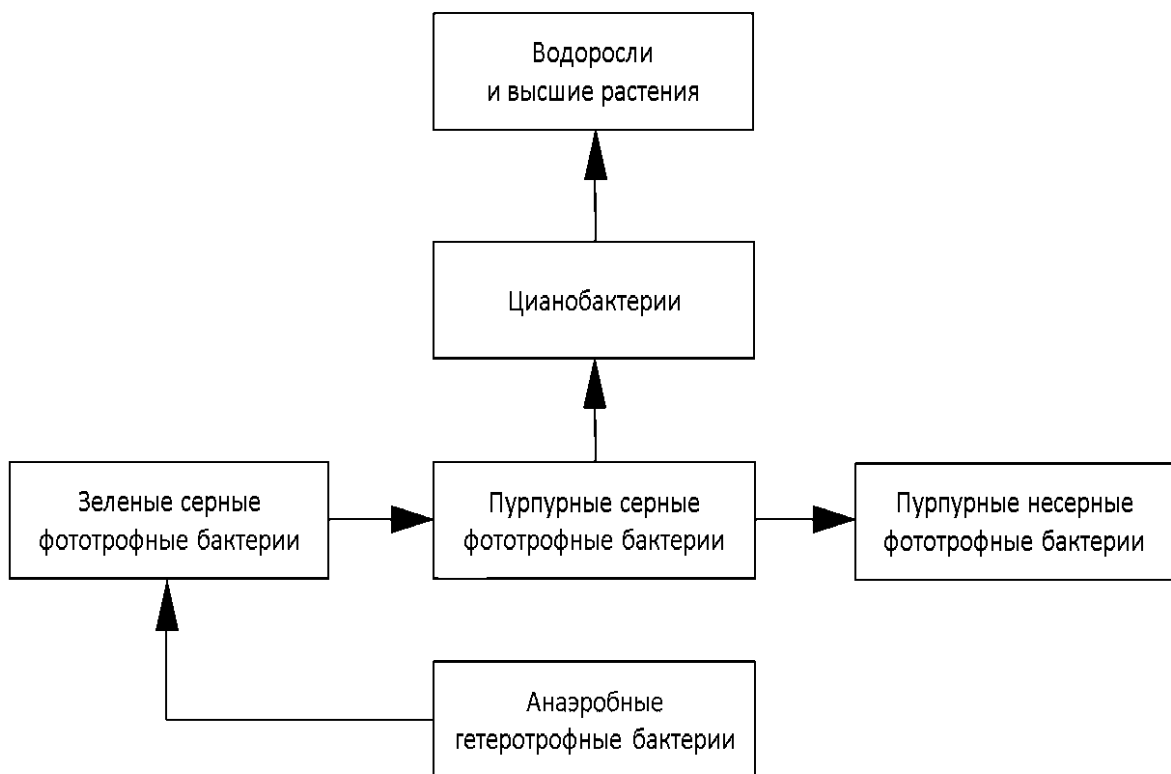
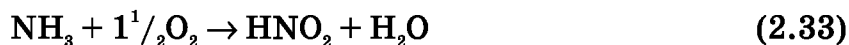


Рис. 18
Эволюция фотосинтезирующих организмов

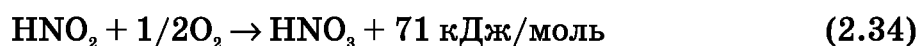
Хемосинтез. Некоторые прокариоты (бактерии и археи) в качестве источника энергии для автотрофной ассимиляции CO_2 используют окисление неорганических соединений. Такой путь синтеза углеводов называют *хемосинтезом*, а осуществляющих его прокариот — *хемоавтотрофными* организмами. Хемосинтез был открыт в конце XIX в. выдающимся русским микробиологом, одним из основоположников почвенной микробиологии Сергеем Николаевичем Виноградским.

С. Н. Виноградский обнаружил в почве бактерии, которым для роста не требуются органические соединения. Эти бактерии способны восстанавливать CO_2 до органических соединений, используя для этого энергию окисления неорганических соединений азота. Окисление этими бактериями аммиака отражает уравнение (2.33) и сопровождается высвобождением энергии (276 кДж на 1 моль окисленного вещества).



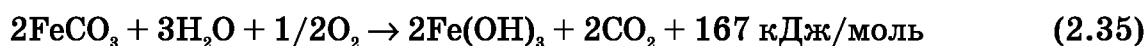
Часть этой энергии бактерии используют для ассимиляции CO_2 , то есть для восстановления углекислоты до органического соединения.

Дальнейшее окисление нитрита до нитрата протекает по уравнению



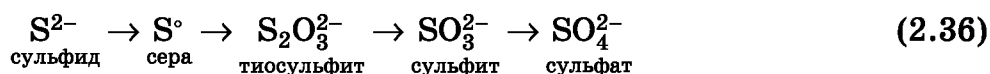
Открытые С. Н. Виноградским бактерии получили название *нитрифицирующих*, а процесс окисления ими соединений азота — *нитрификации*. Нитрификация происходит в природе в больших масштабах и является источником нитратов, содержащихся в почвах, в пресных и солёных водоемах. В некоторых регионах с сухим климатом нитраты, образующиеся в результате нитрификации, накапливаются в виде огромных залежей. Таковы, например, залежи селитры в Чили, её скопления встречаются и в пустынных районах Узбекистана. Обратный процесс неполного восстановления бактериями соединений азота получил название *денитрификации*.

Другим источником энергии для хемосинтеза служит окисление соединений железа. Микроорганизмы, осуществляющие этот процесс, называются *железобактериями*; они окисляют Fe (II) до Fe (III) по уравнению



Железобактерии, широко распространённые в пресных и морских водоёмах, участвуют в формировании железных руд. Разрабатываемые в настоящее время залежи таких руд являются результатом жизнедеятельности этих бактерий в древние геологические эпохи.

Ещё одна группа минеральных соединений, служащих сырьём для хемосинтеза, — это соединения серы. Обширная группа *серобактерий* окисляет эти соединения по схеме



Деятельность железобактерий и серобактерий играет важную роль в круговороте соединений серы и железа, поскольку эти микроорганизмы широко распространены в разнообразных водоёмах, почвах, в разрушающихся горных породах, в месторождениях различных сульфидных минералов. В частности, они были об-

наружены в медно-никелевых месторождениях Кольского полуострова, Казахстана, Средней Азии и других регионов.

Жизнедеятельностью серобактерий обусловлено так называемое сернокислородное выветривание горных пород. Серная кислота — продукт окисления сульфидов и молекулярной серы — нередко оказывается причиной разрушения некоторых каменных и металлических сооружений. Подобные процессы происходят и при разработке месторождений серы: в аэробных условиях серобактерии могут быть основной причиной быстрого разрушения серных руд. Вместе с тем предполагают, что эти бактерии сыграли определённую роль в возникновении месторождений серы — промежуточного продукта окисления сероводорода.

Довольно широко распространены в почвах бактерии, окисляющие молекулярный водород, за что они получили название *водородоокисляющих*, или *водородных*, бактерий:



Подобно другим хемоавтотрофным организмам, эти бактерии используют часть энергии окисления для автотрофной ассимиляции CO_2 , восстанавливая его, например, до метана (CH_4). Такими же метаногенами являются некоторые виды архей, обитающие, например, в пищеварительной системе животных на положении симбионтов.

Распад углеводов. Распад углеводов обеспечивает организм энергией, заключённой в этих соединениях. В этом проявляется *энергетическая* функция углеводов в организме. Энергия, которая высвобождается при расщеплении углеводов, запасается в богатых энергией молекулах АТФ, этого универсального аккумулятора энергии. Позднее она расходуется для осуществления синтетических и других процессов жизнедеятельности организма (подробнее см. раздел 5).

Наряду с энергетической функцией важна и *метаболическая* функция углеводов; распад углеводов сопровождается появлением большого числа соединений, необходимых для биосинтеза липидов, белков и нуклеиновых кислот. Следовательно, углеводы служат источником этих важнейших биоорганических соединений.

Распад углеводов представляет собой окислительно-восстановительный процесс, причем он может протекать как в *аэробных* условиях, так и в *анаэробных*. Эти условия существенно влияют на его энергетику, промежуточные и конечные продукты.

Аэробный распад углеводов (в присутствии O_2) называется *дыханием*. Конечными продуктами дыхания служат CO_2 и H_2O . Дыхание свойственно многим бактериям и большинству эукариотических организмов — грибам, растениям, животным и человеку. Такие организмы называются *аэробными*. Их появление на Земле стало возможным лишь после того, как фотосинтезирующие организмы перешли к фотолизу воды, то есть с появлением *аэробного фотосинтеза* (см. выше).

Окисление углеводов без доступа O_2 , то есть в *анаэробных условиях*, получило название *брожения*. Брожение присуще некоторым бактериям и грибам. Оно завершается появлением разнообразных органических соединений (кислот, спиртов и др.), которые могут быть подвергнуты дальнейшему окислению в процессе дыхания.

Брожение является более древним путём распада углеводов. Оно было свойственно организмам, обитавшим в древности, когда в атмосфере и гидросфере Земли отсутствовал молекулярный кислород (O_2).

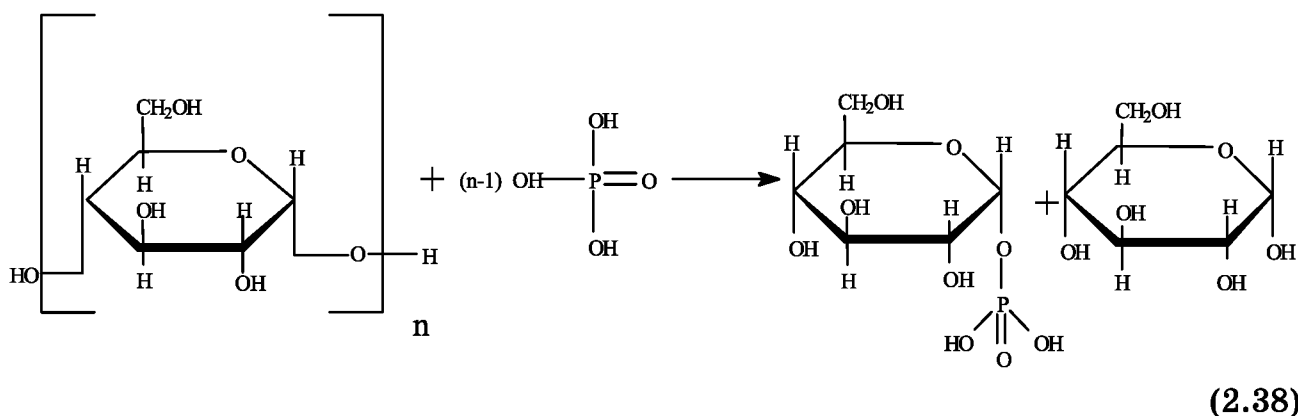
Распад полисахаридов. Высокомолекулярные полисахариды и олигосахариды распадаются до более простых соединений посредством реакций двух типов — *гидролиза* и *фосфоролиза*. Эти реакции завершаются появлением тех моносахаридов, из которых были построены молекулы полисахаридов.

Гидролиз полисахаридов. При гидролизе происходит ступенчатый распад полисахаридов на моносахариды. При этом гликозидные связи разрываются, а по месту их разрыва присоединяется молекула H_2O . Ключевую роль в этом процессе играют ферменты *гидролазы* (*амилазы*, *целлюлазы* и др.).

Например, в случае гидролиза крахмала (формулы (2.20), (2.21)) ферменты *амилазы* ускоряют гидролиз гликозидных связей $C1-O-C4$, а фермент *амило-1,6-глюкозидаза* — разрушение связей $C1-O-C6$. Аналогично гидролизуются другие природные полисахариды: целлюлоза (2.22) — при участии ферментов *целлюлаз*, хитин и хитозан (2.23) — посредством *хитиназ* и *хитозиназ*, инулин — *инулазы* и т. д.

Состав ферментативного комплекса гетеротрофных организмов (бактерий, грибов, животных и человека) обуславливает их способность или неспособность ассимилировать определённые природные полисахариды. Например, большинство дрожжевых грибов не способны расщеплять крахмал и лактозу. Животные не гидролизуют целлюлозу, но способны её усваивать с помощью симбиотической микрофлоры своего пищеварительного тракта.

Фосфоролиз полисахаридов заключается в присоединении остатков фосфорной кислоты по месту разрыва гликозидной связи:



Фосфоролизу подвергаются гликозидные связи $C1-O-C4$. Поэтому в случае строго линейных молекул полисахарида (например, *амилозы*) фосфоролиз идет до конца, а в случае разветвлённых полисахаридов (*амилопектина*, *гликогена* и др.) он останавливается в точках разветвления полисахаридной цепи.

Другая важная особенность фосфоролиза заключается в том, что этот процесс регулируется *гормонами* организма. Происходит это согласно схеме на рисунке 19.

Ферменты, ускоряющие фосфоролиз, называются *фосфорилазами*. В организме фосфорилазы могут находиться либо в активной, либо в неактивной форме. Активирование этих ферментов обеспечивают молекулы АТФ. В свою очередь, активность АТФ находится под контролем соответствующих гормонов.

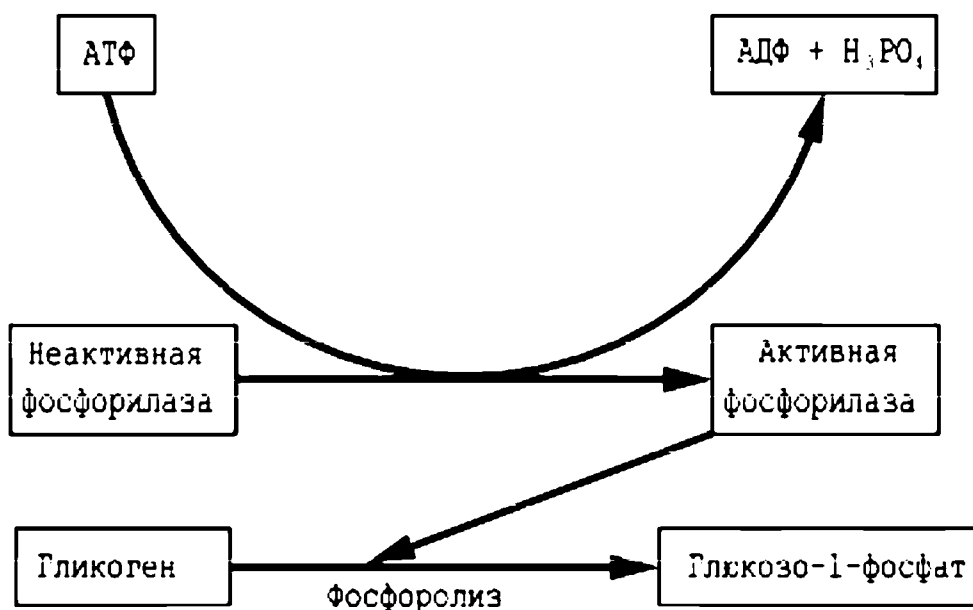


Рис. 19

Схема фосфорилиза углеводов (пояснения в тексте)

Например, распад запасного полисахарида гликогена в организме животного и человека регулируют гормоны *адреналин* и *глюкагон*. При голодании или в стрессовых ситуациях (борьба, бег) возрастает потребность организма в глюкозе. В таких случаях выделяются гормоны адреналин и глюкагон, которые активируют расщепление гликогена и подавляют его синтез. В растениях распад запасного полисахарида крахмала до глюкозы активируют фитогормоны *гиббереллины*. Так достигается тонкая многоступенчатая регуляция фосфорилиза углеводов (раздел 2, гл. 7).

Реакции фосфорилиза запасных полисахаридов широко представлены в биологических системах (рис. 20). Крахмал и инулин особенно интенсивно утилизируются в прорастающих семенах, луковицах, клубнях и других органах растений, богатых этими запасными углеводами. До тех пор, пока у растения не сформируется фотосинтетический аппарат, жизнедеятельность проростков обеспечивают крахмал и другие запасные вещества.

По такому же пути протекает расщепление гликогена в печени и мышцах животного и человека. В результате распада гликогена образуется глюкоза, которая поступает в кровь и с ней доставляется всем клеткам и тканям. Во время работы мышц — основных потребителей углеводов — вначале используются находящиеся в них запасы гликогена и только после полного истощения этих запасов начинается непосредственное использование глюкозы, доставляемой к мышцам кровью из печени. Распад гликогена до глюкозы получил название *гликогенолиза*.

Распад гликогена до моносахаридов наблюдается также у грибов. Подобно животным, эти микроорганизмы накапливают в виде запасного полисахарида в основном гликоген (а не крахмал). Формирование огромного числа спор, плодовых тел (см. рис. 39–43, 47–51, 53, 54), прорастание покоящихся грибных структур требует энергии, высвобождение которой протекает в процессе гликогенолиза.

В результате фосфорилиза в организме появляются *фосфорные эфиры моносахаридов* — соединения, которые активно вступают в последующие обменные процессы. Как мы увидим далее, превращение моносахаридов в их фосфорные эфиры служит обязательным этапом дальнейшего обмена углеводов.

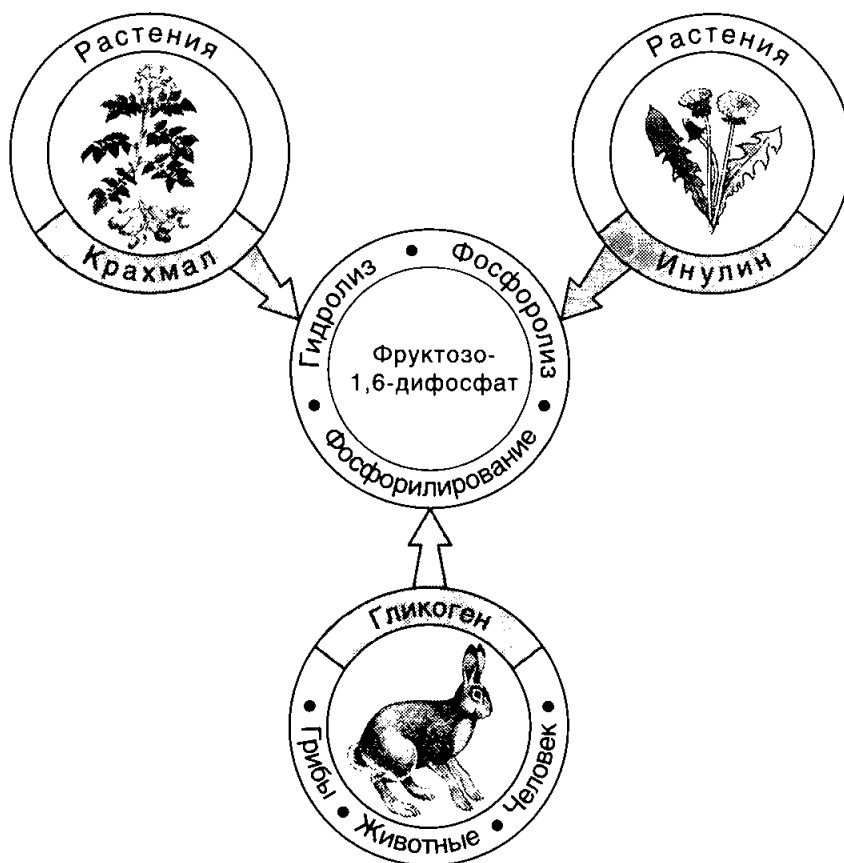
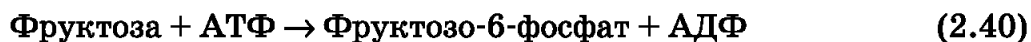


Рис. 20

Схема распада запасных полисахаридов (пояснения в тексте)

Расщепление полисахаридов до моносахаридов представляет собой первый этап распада запасных углеводов в организме. Энергия, высвобождающаяся на этом этапе, невелика, поэтому она не запасается, а используется организмом в основном в форме тепла.

Распад моносахаридов. Моносахариды участвуют в дальнейших превращениях в форме своих фосфорных эфиров, поэтому они должны подвергнуться фосфорилированию:

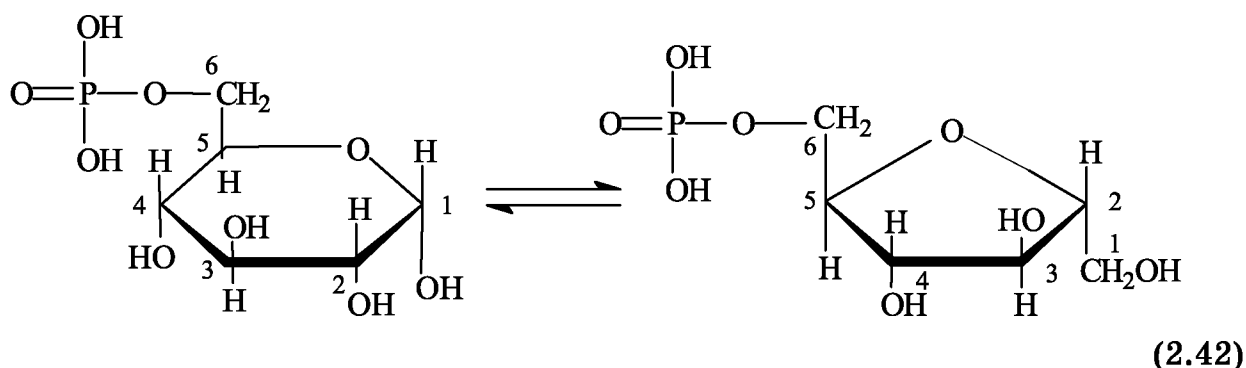


и т. д.

Фосфорилирование моносахаридов — это обязательная стадия их превращений, протекающих в тканях растений, животных, человека или в клетках микроорганизмов. Как видно из приведённых уравнений, фосфорилирование моносахаридов осуществляется при их взаимодействии с АТФ. Этот процесс активируется особыми ферментами *фосфотрансферазами (киназами)*, посредством которых практически любой моносахарид может быть превращён в его фосфорный эфир.

Фосфорные эфиры моносахаридов, которые появляются в результате рассмотренных реакций, — это значительно более активные соединения, чем сами моносахариды. Поэтому они легко вступают в последующие обменные процессы.

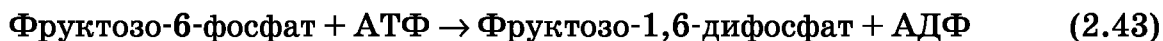
Важнейшая особенность фосфорных эфиров моносахаридов — их способность к изомеризации. Примером подобной изомеризации служит переход *глюкозо-6-фосфата* во *фруктозо-6-фосфат*:



В биологических средах ключевые позиции в обмене моносахаридов занимают два фосфорных эфира — *глюкозо-6-фосфат* и *рибулозо-5-фосфат* (2.15). Рассмотрим важнейшие пути превращения этих углеводов в организмах.

Дихотомический распад моносахаридов. Этот путь распада моносахаридов протекает в матриксе цитоплазмы клетки. Он назван дихотомическим (от *греч.* диха — на две части, томе — сечение), потому что молекула гексозы (C_6) в результате распадается на две молекулы триозы (C_3).

Это происходит в следующей последовательности. Глюкозо-6-фосфат, который появляется при распаде крахмала в растениях или при распаде гликогена у грибов, животных и человека, подвергается изомеризации в соответствии с уравнением (2.42). В результате образуется фруктозо-6-фосфат, который претерпевает *повторное фосфорилирование* и превращается во *фруктозо-1,6-дифосфат* (2.43).



Затем фруктозо-1,6-дифосфат при участии фермента *альдолазы* распадается на две молекулы уже знакомых нам фосфорилированных триоз — фосfogлицеринового альдегида (ФГА) и фосфодиоксиацетона (ФДА):



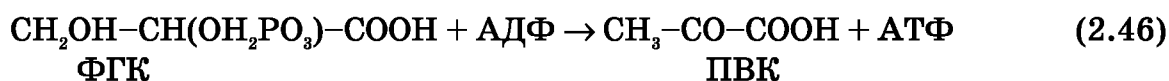
Эти триозы в клетках находятся в динамическом равновесии благодаря работе фермента *триозофосфатизомеразы*, и поэтому убыль одной из них компенсируется другой:



Напомним, что эти фосфорилированные моносахариды являются *первыми продуктами фотосинтеза*, а их соединение приводит к образованию первой в этом процессе гексозы — фруктозо-1,6-дифосфат. Фосфотриозы ФДА и ФГА в дальнейшем окисляются в фосfogлицериновую кислоту (ФГК). Это соединение (2.32) также знакомо по первому этапу темновых реакций фотосинтеза — карбоксилированию.

Таким образом, дихотомический распад моносахаридов, в сущности, является процессом, обратным первичному синтезу моносахаридов у автотрофных организмов.

Важным этапом распада моносахаридов служит превращение ФГК в *пировиноградную кислоту* (сокращенно — ПВК). Ряд промежуточных продуктов этого превращения (2.46) мы опускаем с целью упрощения.



Как видно из приведенного уравнения реакции, появление ПВК сопровождается синтезом АТФ. Поэтому этот процесс получил название *субстратного фосфорилирования*, или *фосфорилирования на уровне субстрата*. Поскольку из 1 молекулы фруктозо-1,6-дифосфата образуются 2 молекулы ПВК, то субстратное фосфорилирование выражается в синтезе 2 молекул АТФ в расчёте на 1 молекулу гексозы.

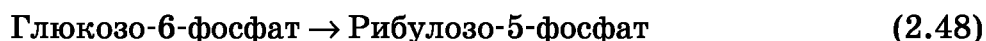
Дальнейшие превращения ПВК протекают по-разному в различных биологических системах (рис. 21). В процессе *дыхания* ПВК окисляется до конечных продуктов — CO_2 и H_2O . В анаэробных условиях ПВК превращается в один из продуктов *брожения* (в этиловый спирт, молочную, пропионовую или масляную кислоту). Таким образом, пировиноградная кислота является той биохимической «развилкой», где расходятся пути дыхания и брожения.

Важно также отметить, что превращение глюкозы в ПВК — это *общий для дыхания и брожения этап распада углеводов*. Этот этап получил особое название — *гликолиз* (буквально — распад углеводов); он осуществляется без участия молекулярного кислорода (O_2), то есть в *анаэробных* условиях. Поэтому этот процесс нередко называют *анаэробной фазой распада углеводов*.

Отметим особенность этого этапа распада моносахаридов: исключительно важную роль в нём играет *фосфорная кислота*. Эксперименты показывают, что дефицит фосфорной кислоты резко подавляет брожение и дыхание. Это вполне объяснимо, ведь для превращения углеводов в их фосфорные эфиры необходима АТФ, а её синтез требует присутствия неорганического фосфата H_3PO_4 :



Апотомический распад моносахаридов. Этот путь распада углеводов назван *апотомическим* потому, что он выражается в отделении («отсечении») от гексозы (C_6) одного углеродного атома (от *греч.* апо — от, прочь + томе — сечение). В результате нескольких последовательных реакций гексоза превращается в пентозу:



Важнейшее значение в последующих превращениях рибулозо-5-фосфата имеют сахара-пентозы, поэтому апотомический распад углеводов называют также *пентозофосфатным циклом*. В этом цикле, как показывают расчеты, около 20% молекул рибулозо-5-фосфата окисляется до конечных продуктов в процессе дыхания, а около 80% превращаются в исходное соединение — глюкозо-6-фосфат.

Апотомический распад углеводов рассматривается как более древний, чем дихотомический. В настоящее время он занимает подчинённое положение у высших животных и человека, но у бактерий, грибов и растений нередко играет столь же важную роль, как и дихотомический распад моносахаридов.

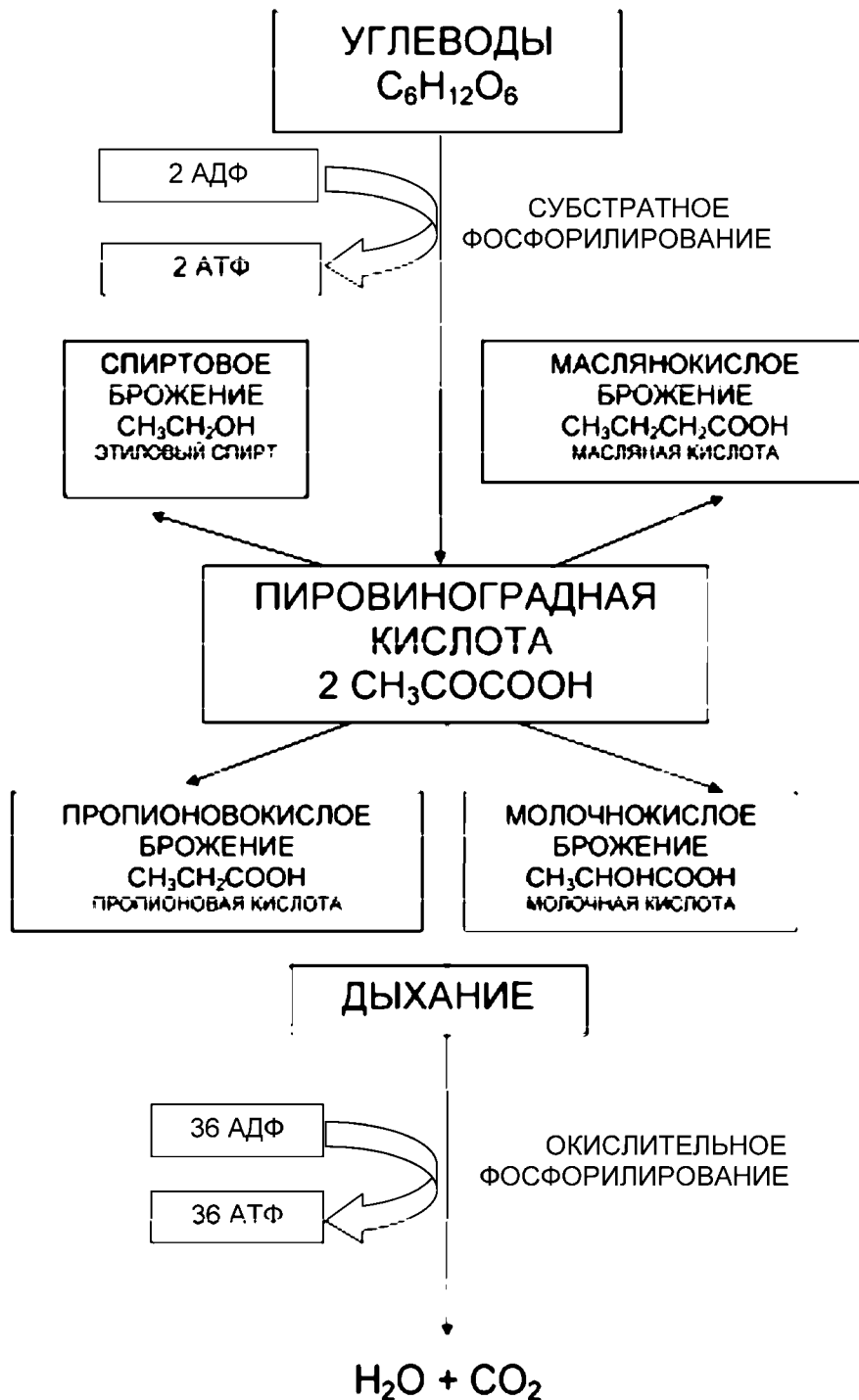


Рис. 21

Схема распада моносахаридов

Обмен пировиноградной кислоты (ПВК). Превращение ПВК протекает по-разному у различных организмов и зависит от присутствия в биологической среде молекулярного кислорода O_2 (см. рис. 21).

Цикл Кребса. В аэробных условиях происходит многоступенчатое окисление ПВК до конечных продуктов — CO_2 и H_2O . Этот процесс протекает в матриксе митохондрий, куда из цитоплазмы клетки через наружную мембрану митохондрии проникают молекулы ПВК.

Окисление ПВК ускоряет комплекс окислительно-восстановительных (дыхательных) ферментов, находящихся во внутренней мембране митохондрий. Среди

дыхательных ферментов ведущую роль играют *цитохромоксидазы*. Эти ферменты образуют сложный биохимический комплекс, который обеспечивает последовательный перенос электронов. Поэтому ансамбль дыхательных ферментов митохондрий иначе называют *электронно-транспортной цепью*, а конечным акцептором электронов в этой цепи служит молекулярный кислород O_2 .

В итоге ПВК окисляется до CO_2 и H_2O , что сопровождается аккумуляцией энергии в молекулах АТФ. Этот процесс получил название *окислительного фосфорилирования*. В общем, при полном окислении 1 молекулы гексозы высвобождается энергия, соответствующая 38 макроэргическим связям АТФ. Таков «энергетический выход» аэробного распада углеводов.

В совокупности эти превращения веществ и энергии представляют собой *дыхание*.

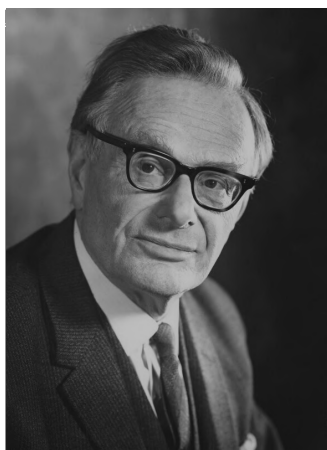
Дыхание — это окислительно-восстановительный процесс, протекающий в биологических системах и сопряженный с синтезом АТФ, при котором окислителем, как правило, служит молекулярный кислород (O_2), а окисляемым субстратом — органическое вещество.

Из этого правила есть исключение: иногда роль окислителя при дыхании играют неорганические кислородсодержащие соли: *нитраты, сульфаты* или *карбонаты*. Такое дыхание, свойственное некоторым микроорганизмам, получило название *анаэробного дыхания*. Оно протекает в биологических системах при дефиците O_2 .

В случае недостатка молекулярного кислорода ПВК восстанавливается до *молочной кислоты* (см. ниже), которая в этом случае становится конечным продуктом гликолиза. Эта реакция, ускоряемая ферментом *лактатдегидрогеназой*, характерна для мышечных тканей животного и человека.



Весьма сложный, многоэтапный процесс окисления ПВК до конечных продуктов был впервые описан в 1937 г. английским биохимиком немецкого происхождения, лауреатом Нобелевской премии Хансом Адольфом Кребсом, в честь которого получил свое название. Этот цикл реакций также называют *циклом дикарбоновых и трикарбоновых кислот*, поскольку его участниками являются эти органические кислоты (рис. 22).



Ханс Кребс (1900–1981)

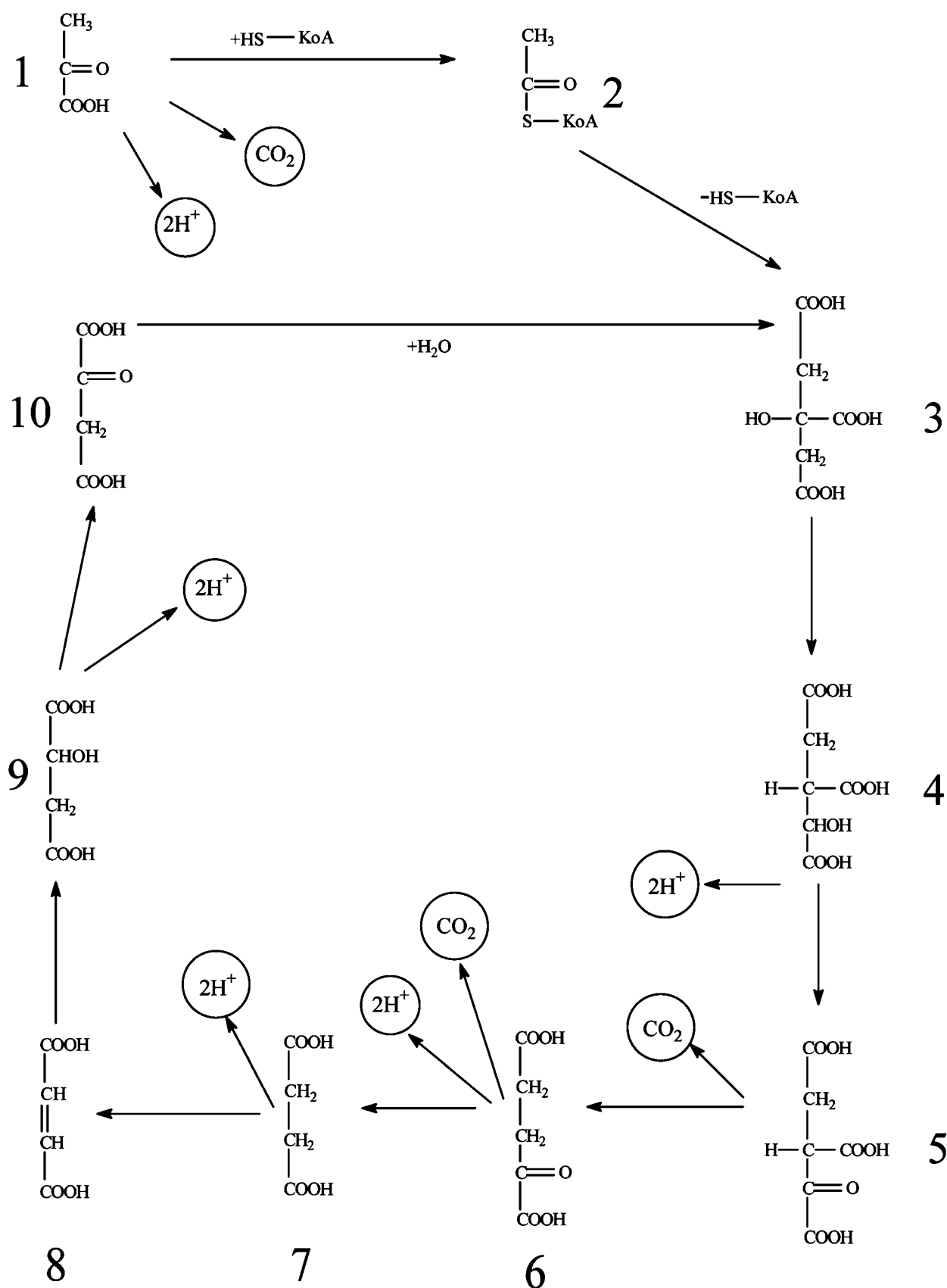
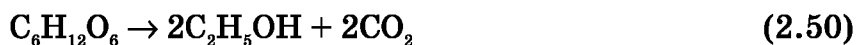


Рис. 22

Цикл дикарбоновых и трикарбоновых кислот (цикл Кребса), с сокращениями:

1 — пировиноградная кислота; 2 — ацетилкофермент А; 3 — лимонная кислота; 4 — изолимонная кислота; 5 — щавелевоянтарная кислота; 6 — α-кетоглутаровая кислота; 7 — янтарная кислота; 8 — фумаровая кислота; 9 — яблочная кислота; 10 — щавелевоуксусная кислота.

Брожение. До появления классических работ выдающегося французского учёного Луи Пастера господствовала теория, согласно которой *брожение*, то есть превращения органических соединений в бескислородной среде, — это «чисто химический процесс» разложения белковых тел и живые организмы здесь ни при чем. С помощью точных экспериментов Л. Пастер доказал, что «виновниками» распада глюкозы на этиловый спирт и углекислоту (2.50), описанного еще А. Лавуазье, являются микроорганизмы.



Всестороннее обоснование теория брожения нашла в классическом труде Пастера «Исследование о пиве» (1876). На основании многочисленных и тщательно поставленных экспериментов учёный пришел к выводу о том, что нет брожения без жизни микроорганизмов и что брожение есть жизнь без кислорода.

При брожении ПВК претерпевает весьма разнообразные превращения в соответствии с биохимией микроорганизмов, возбуждающих его (см. рис. 21), но ни один из видов брожения не сопровождается дальнейшим высвобождением энергии. Поэтому, в отличие от дыхания, энергетическая эффективность брожения довольно низкая.

С эволюционной точки зрения *брожение* — это наиболее древний способ расщепления углеводов. Он возник у микроорганизмов на ранних этапах эволюции, когда атмосфера Земли была бескислородной, и был свойствен как автотрофным, так и гетеротрофным анаэробам. Лишь по мере насыщения атмосферы O_2 (в результате кислородного фотосинтеза) стал возможен более эффективный энергетический процесс — дыхание.

Сравнительную эффективность брожения и дыхания иллюстрируют следующие данные. Как мы видели, на этапе гликолиза, который является общим для дыхания и брожения, при распаде 1 молекулы гексозы синтезируются 2 молекулы АТФ (*субстратное фосфорилирование*).

Дыхание сопровождается окислением ПВК, что приводит к появлению дополнительно 36 молекул АТФ (*окислительное фосфорилирование*) в расчёте на 1 молекулу гексозы (в сумме 38 АТФ). Следовательно, брожение в 19 раз (38:2) энергетически менее эффективно, чем дыхание.

Брожение — это окислительно-восстановительный процесс, протекающий в биологических системах в анаэробных условиях и сопряжённый с синтезом АТФ, при котором окисляемым субстратом и конечными продуктами являются органические соединения.

В зависимости от конечных продуктов различают типы брожения: *молочно-кислое, пропионовокислое, спиртовое и маслянокислое* (см. рис. 21).

Молочнокислое брожение, которое завершается образованием молочной кислоты (2.49), вызывают бактерии, относящиеся к грамположительным палочкам и коккам, не образующим спор (рис. 23). Среди кокков — это *молочнокислый стрептококк* и *сливочный стрептококк*, а среди палочек часто встречаются *лактобактерии* и *бифидобактерии*.

Молочнокислое брожение широко используется в биотехнологии для получения молочной кислоты, сыров, простокваши, ацидофилина, йогуртов и других кисломолочных продуктов. Иногда к молочнокислым бактериям добавляют

дрожжи и эту смешанную культуру используют для получения кваса, кефира, кумыса.

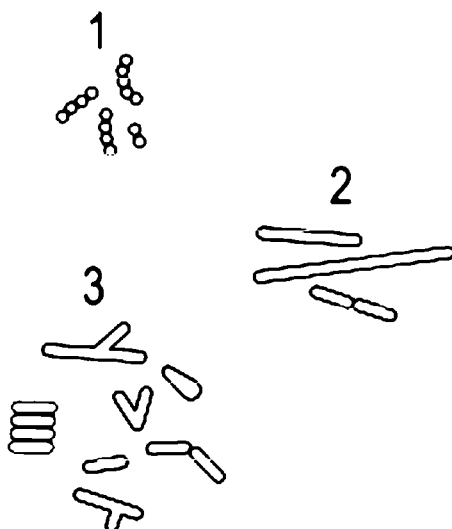


Рис. 23

Молочнокислые бактерии:

1 — стрептококки; 2 — лактобактерии; 3 — бифидобактерии.

Молочная кислота — это хороший консервант, она подкисляет среду до pH 4–4,5, что предотвращает развитие гнилостной микрофлоры. Благодаря этому заквашенные овощи и фрукты долго сохраняют свои потребительские свойства. Этот же бродильный процесс лежит в основе заготовки сочных кормов (силоса) для домашних животных.

Молочнокислые бактерии — это обычные обитатели кишечника животных и человека. Они подавляют развитие гнилостных процессов и таким образом стоят на страже здоровья человека. Выдающийся отечественный биолог, лауреат Нобелевской премии И. И. Мечников призывал широко использовать кисломолочные продукты в лечебном и ежедневном питании, справедливо признавая их основой здоровья и долголетия.

Пропионовокислое брожение вызывают *пропионовые (пропионовокислые) бактерии* — неподвижные палочки булавовидной, иногда раздвоенной или разветвленной формы, не образующие спор (рис. 24). Помимо пропионовой кислоты $\text{CH}_3\text{—CH}_2\text{—COOH}$, они образуют небольшое количество *янтарной, молочной* и других органических кислот. Эти бактерии найдены в пищеварительном тракте жвачных животных, а также в молоке вместе с молочнокислыми бактериями.

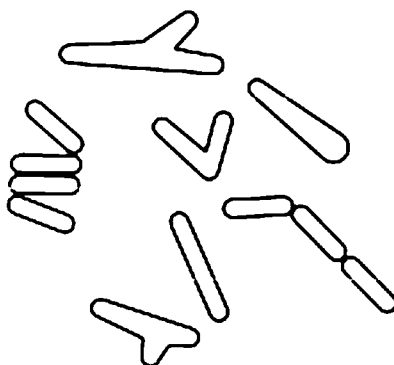


Рис. 24

Пропионовокислые бактерии

Пропионовокислым бактериям принадлежит заметная роль в созревании сыров, которым микроорганизмы придают острый вкус. Они же обуславливают появление структуры сыра (глазков) благодаря выделению CO_2 .

Маслянокислое брожение вызывают *бациллы-кlostридии*, открытые в 1861 г. Л. Пастером. Учёный обнаружил, что некоторые бактерии сбраживают углеводы с образованием масляной кислоты $\text{CH}_3\text{—CH}_2\text{—CH}_2\text{—COOH}$. Внутри клеток *кlostридий* формируются эндоспores, придающие им вид веретена или сигары (рис. 25). Маслянокислое брожение лежит в основе водяной мочки льна и других прядильных культур. При мочке бактерии разрушают пектиновые вещества, «цементирующие» клетки паренхимных тканей. В результате целлюлозные волокна этих растений разъединяются и становятся пригодными для дальнейшей переработки.

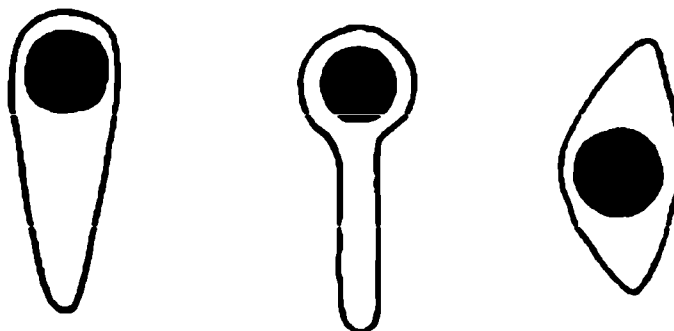


Рис. 25

Бактерии-кlostридии с эндоспорами внутри клетки

Спиртовое брожение приводит к образованию *этилового спирта* ($\text{CH}_3\text{CH}_2\text{OH}$), его вызывают главным образом дрожжи — грибы из отдела Сумчатые (рис. 26), а также некоторые мицелиальные (плесневые) грибы и бактерии. Эти микроорганизмы с помощью фермента *декарбоксилазы* превращают ПВК в *уксусный альдегид* (CH_3COH), а затем восстанавливают его до этилового спирта посредством другого фермента — *алкогольдегидрогеназы*.

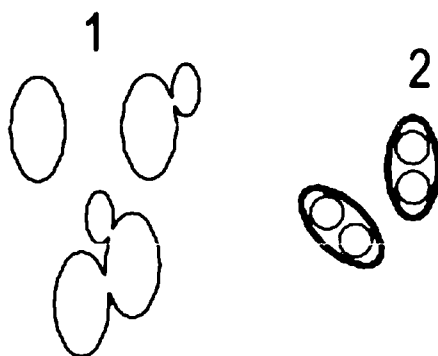


Рис. 26

Дрожжи:

1 — почкующиеся клетки; 2 — сумка со спорами.

Дрожжи широко используют в пивоварении и виноделии, а также в хлебопечении и производстве белково-витаминных добавок к кормам. Конечные продукты брожения — это ценные соединения, продуцируемые микроорганизмами. Поэтому бродильные процессы при участии промышленных штаммов микроорганизмов находят применение в биотехнологических производствах (раздел 6).

Тестовые задания

1. Соотнесите группы углеводов и их представителей.

1) триозы;	а) глюкоза;
	б) рибоза;
2) пентозы;	в) глицериновый альдегид;
	г) дезоксирибоза;
3) гексозы;	д) фруктоза;
	е) диоксиацетон;
	ж) галактоза.
2. Назовите продукты гидролиза сахарозы.
а) рибоза; б) галактоза; в) глюкоза; г) фруктоза; д) лактоза.
3. Какие из названных углеводов являются моносахаридами (1), а какие — дисахаридами (2)?
а) глюкоза; б) мальтоза; в) фруктоза; г) лактоза; д) рибоза; е) диоксиацетон; ж) галактоза; з) сахароза.
4. Какие из названных углеводов являются гомополисахаридами (1), а какие — гетерополисахаридами (2)?
а) крахмал; б) гепарин; в) целлюлоза; г) инулин; д) гликоген; е) гиалуроновая кислота; ж) хитин.
5. Соотнесите представителей углеводов и их функции — энергетическую (1), структурную (2).
а) целлюлоза; б) глюкоза; в) сахароза; г) хитин; д) гиалуроновая кислота; е) фруктоза.
6. Какие углеводы характерны для растений (1), грибов (2), животных (3)?
а) лактоза; б) фруктоза; в) крахмал; г) гликоген; д) инулин; е) гепарин; ж) мальтоза; з) рибоза; и) хитин; к) дезоксирибоза.
7. Расположите углеводы в порядке возрастания их молекулярной массы.
а) целлюлоза; б) глюкоза; в) сахароза; г) инулин; д) крахмал.
8. Молекулы каких углеводов содержат атомы азота (1), серы (2)?
а) крахмал; б) хитин; в) гепарин; г) инулин; д) гликоген; е) сахароза; ж) гиалуроновая кислота.
9. Назовите продукты распада полисахаридов — крахмала (1), гликогена (2), инулина (3), целлюлозы (4), хитина (5).
а) фруктоза; б) глюкоза; в) N-ацетилглюкозамин.
10. Выразите числом молекул АТФ количество энергии, высвобождающееся при полном окислении 1 молекулы глюкозы (1), при сбраживании 1 молекулы глюкозы до молочной кислоты (2).
а) 2АТФ; б) 12АТФ; в) 24АТФ; г) 36АТФ; д) 38АТФ; е) 40АТФ.

ГЛАВА 2. БЕЛКИ И АМИНОКИСЛОТЫ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ СОСТАВ БЕЛКОВ

Название «белок» первоначально было дано веществу птичьих яиц, которое при нагревании свёртывается в белую нерастворимую массу. Позднее этот термин распространили и на другие вещества с подобными свойствами, выделенные из различных тканей и жидкостей растений, животных и микроорганизмов.

Белками называются биоорганические полимеры, которые имеют строго определенные элементарный состав и пространственную структуру, а при гидролизе распадаются на аминокислоты.

Белки также называют *протеинами* (от *греч.* протос — первый, главный). Это название предложил в 1839 г. голландский биохимик Ж. Мульдер, подчеркнув важность белков для организмов. Последующее развитие биологической химии подтвердило высокий статус, который эти соединения получили в XIX в.

Исключительное значение белков в биологических системах обусловлено рядом их свойств, наиболее важные из которых следующие.

1. Белки обладают практически *неисчерпаемым разнообразием химического строения*, которое отражает разнообразие живой материи. Поэтому они являются важнейшими *информационными молекулами*, несущими информацию обо всём многообразии жизни на Земле.

2. Белки обладают уникальной способностью безошибочно *распознавать* биоорганические молекулы и *избирательно взаимодействовать* как между собой, так и с другими молекулами.

3. Белки способны очень тонко *реагировать* на изменение внешней и внутренней среды (ее химического состава, энергетики) организма изменением своей внутримолекулярной структуры. Это, в свою очередь, приводит к закономерным изменениям их свойств в биологических средах.

4. Белкам свойственны многочисленные функции, важнейшая из которых — *каталитическая*, то есть способность ускорять химические реакции, протекающие в биологических средах. Наряду с каталитической, белкам свойственны структурная, рецепторная, транспортная, защитная и другие функции (см. далее).

Из приведённого выше определения белков следует, что для них характерен определённый набор важнейших биогенных химических элементов. Все белки содержат в среднем (в %): углерода — 50–55, кислорода — 21–24, азота — 15–18, водорода — 6,5–7,3, серы — 0,3–2,5.

Особенно характерно для белков относительно постоянное содержание *азота* (в среднем 16%). Поэтому по содержанию белкового азота можно судить о содержании белка в биологических субстратах, например в кормах животных и пище человека.

В составе некоторых белков обнаружены и другие элементы (Fe, Cu, Zn, Mn, I и др.), на долю которых приходится от 0,3 до 0,00001%. Несмотря на малое содержание этих элементов, их значение весьма существенно (раздел 1).

Важнейшим свойством белковых молекул служит довольно сложная *пространственная структура*, или *конформация*. Именно строго специфическая пространственная структура позволяет белкам выполнять многообразные биологические функции.

Из определения белков следует, что структурной единицей этих биополимеров служат *аминокислоты*. Аминокислоты в составе белков — это *органические кислоты, у которых один атом водорода при α-атоме углерода замещён аминогруппой* ($-NH_2$):



R — углеводородный радикал аминокислоты.

Количество аминокислотных остатков в белковых молекулах может колебаться в широких пределах: от нескольких десятков до нескольких тысяч. Например, в *инсулине* человека их 51, в *гемоглобине* — 574, а в *дистрофине* (белке мышечных клеток) — 3685.

Таблица 9

Молекулярная масса некоторых белков

Белок	Молекулярная масса
Паратгормон человека	9500
Пепсин	35 000
Инсулин человека	36 000
Альбумин яичный	46 000
γ-глобулин человека	160 000
Гемоцианин улитки	6 600 000
Вирус энцефалита	23 000 000
Вирус табачной мозаики	40 000 000

Химический состав и строение белков имеют не случайный, но вполне закономерный характер. С одной стороны, они являются отражением эволюционного развития живых существ (филогенеза), а с другой — индивидуального развития организма (его онтогенеза). Поэтому исследование природы белков и их свойств очень важно для познания сущности жизненных процессов, различных физиологических состояний организма, в том числе его болезней.

На основополагающее значение белков для жизни указывает их повсеместное присутствие в природе. Белки обнаружены в глубинах морей и океанов, в недрах Земли, в пластах каменного угля и т. д. Белки входят в состав всех микроорганизмов, растений и животных. Особенно богаты белком ткани животных и клетки микроорганизмов (табл. 10, 11).

Описанные особенности структуры белка относятся к так называемым *простым белкам*, которые построены исключительно из аминокислот. Однако наряду с ними в природе широко распространены *сложные белки*, которые, кроме простого белка, содержат и небелковый компонент (табл. 12).

Приведенная классификация в известной степени условна. Например, многие *хромопротеины* (в их числе гемоглобин крови) одновременно являются и *металлопротеинами*, поскольку содержат в своем составе железо, медь или другие металлы.

Таблица 10

Содержание белков в органах животных и человека

Орган	Содержание белков	
	в % от массы свежей ткани	в % от массы сухой ткани
Мозг	7–9	45
Лёгкие	14–15	82
Сердце	16–18	60
Печень	18–19	57
Селезёнка	17–18	84
Мышцы	18–23	80

Таблица 11

Содержание белков в клетках микроорганизмов (в % от сухой массы)

Микроорганизмы	Белки, %
Грибы пенициллы	35–42
Дрожжевые грибы	46–56
Актиномицеты	53–57
Стафилококки	60–65
Лактобактерии	58–85
Сенная палочка	63
Кишечная палочка	82
Метанобактерии	90

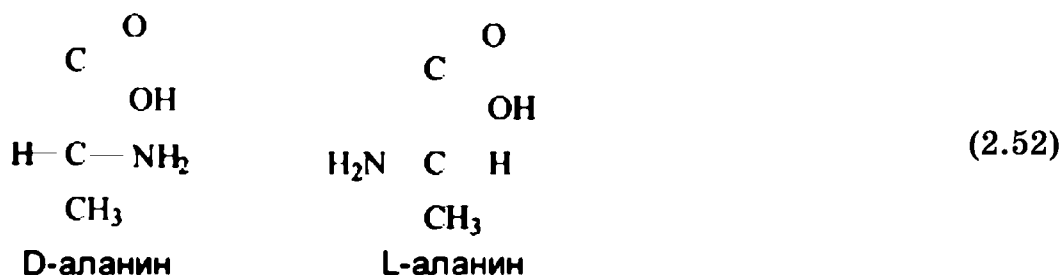
Таблица 12

Основные группы сложных белков и их представители

Группы сложных белков	Небелковый компонент	Представители группы
Хромопротеины	Сложное азотистое основание — гем	Гемоглобин, миоглобин, гемоцианин
Липопротеины	Липиды	Эндотоксины бактерий, тромбопластин
Гликопротеины	Углеводы	Коллаген, муцины слюны, опсин сетчатки глаза, иммуноглобулины
Фосфопротеины	Фосфорная кислота	Казеин молока, вителлин яичного белка, ихтулин икры рыб
Металлопротеины	Металлы	Гемэритрин, гемоглобин и миоглобин (Fe), инсулин (Zn), митохондриокупреин и пластоцианин (Cu)
Нуклеопротеины	Нуклеиновые кислоты (ДНК или РНК)	Хроматин ядра, белки рибосом, белки вирусов

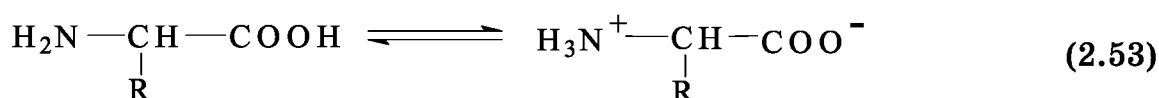
Аминокислоты — структурные элементы белков

Во второй половине XX в. были выделены все основные аминокислоты, образующие структуру белковых молекул. Наиболее часто в составе белков присутствуют 18 аминокислот и 2 амида, которые получили название *белковых*, или *протеиногенных* (табл. 13). Молекулам аминокислот свойственна асимметрия, обусловленная положением аминогруппы. Подобно углеводам, у аминокислот различают L- и D-изомеры:

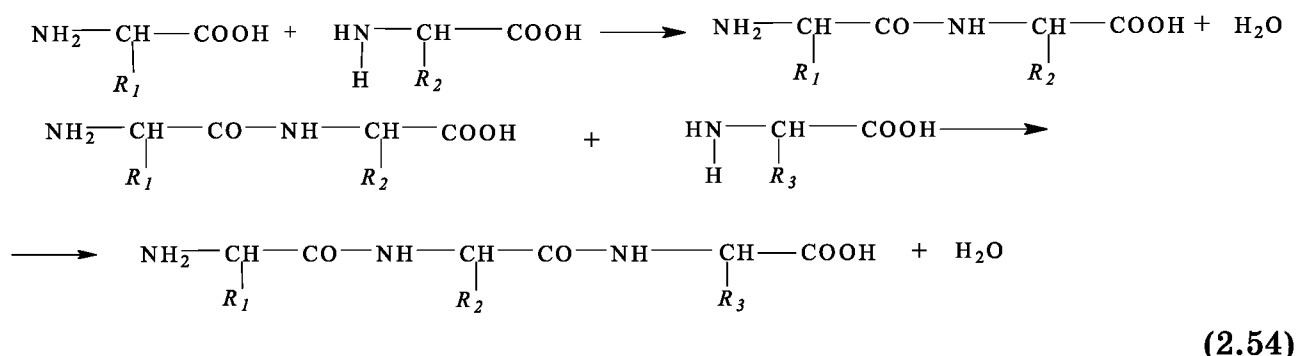


Почти все природные аминокислоты принадлежат к L-ряду. Аминокислоты D-ряда встречаются лишь в составе некоторых антибиотиков (*граммицидина S*), токсинов грибов (*бледной поганки*) и гликопротеинов клеточных стенок бактерий.

Все аминокислоты, выделенные в чистом виде, представляют собой кристаллические вещества, обычно растворимые в воде. Наиболее важные химические свойства аминокислот обусловлены аминогруппой $-\text{NH}_2$ и карбоксильной группой $-\text{COOH}$, которые придают им соответственно основные и кислотные свойства. Поэтому водные растворы аминокислот содержат двойной *амфотерный* (*биполярный*) ион:



Одновременное присутствие в молекулах аминокислот аминной и карбоксильной групп обуславливает их способность соединяться между собой по уравнению реакции:



В результате такой реакции можно получить соединения, составленные из остатков многих аминокислот. Такие соединения называются *полипептидами*, группировки $-\text{CO}-\text{NH}-$ называются *пептидными группами*, а связи между аминокислотными остатками — *пептидными связями*.

В приведенном примере (2.54) вначале образовался *дипептид*, состоящий из остатков 2 аминокислот (с радикалами R_1 и R_2). Затем к нему присоединилась еще одна аминокислота (с радикалом R_3), то есть появился *трипептид* и т. д. Приведенная выше реакция образования полипептидов важна для понимания химического строения и механизма синтеза белковых молекул. Некоторые пептиды (2.90), (2.92) и их функции описаны ниже.

Наряду с важнейшими функциональными группами $-\text{NH}_2$ и $-\text{COOH}$, которые определяют химические свойства аминокислот, в составе белков присутствуют и другие активные химические группировки. Например, в аминокислотах *тирози-*

не, серине и треонине имеется спиртовая группа –ОН, в цистеине — тиогруппа –SH, в фенилаланине — бензольное ядро, в гистидине — ядро имидазола и т. д. (табл. 13). Эти химические группировки участвуют в образовании большого числа соединений и обуславливают специфическую структуру белковых молекул.

Таблица 13

Аминокислоты, постоянно встречающиеся в составе белков

Аминокислота	Формула	Сокращённое обозначение	
		Русское трёхбуквенное	Международное (трёхбуквенное и однобуквенное)
Глицин	$\begin{array}{c} \text{CH}_2\text{—COOH} \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$	Гли	Gly, G
Аланин	$\begin{array}{c} \text{CH}_3\text{—CH—COOH} \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$	Ала	Ala, A
Валин	$\begin{array}{c} \text{CH}_3\text{—CH—CH—COOH} \\ \quad \\ \text{CH}_3 \quad \text{NH}_2 \end{array}$	Вал	Val, V
Лейцин	$\begin{array}{c} \text{CH}_3\text{—CH—CH}_2\text{—CH—COOH} \\ \qquad \quad \\ \text{CH}_3 \qquad \quad \text{NH}_2 \end{array}$	Лей	Leu, L
Изолейцин	$\begin{array}{c} \text{CH}_3\text{—CH}_2\text{—CH—CH—COOH} \\ \quad \\ \text{CH}_3 \quad \text{NH}_2 \end{array}$	Иле	Ile, I
Аспарагиновая кислота	$\begin{array}{c} \text{COOH—CH}_2\text{—CH—COOH} \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$	Асп	Asp, D
Глутаминовая кислота	$\begin{array}{c} \text{COOH—(CH}_2\text{)}_2\text{—CH—COOH} \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$	Глу	Glu, E
Серин	$\begin{array}{c} \text{CH}_2\text{—CH—COOH} \\ \quad \\ \text{OH} \quad \text{NH}_2 \end{array}$	Сер	Ser, S
Треонин	$\begin{array}{c} \text{CH}_3\text{—CH—CH—COOH} \\ \quad \\ \text{OH} \quad \text{NH}_2 \end{array}$	Тре	Thr, T
Цистеин	$\begin{array}{c} \text{HS—CH}_2\text{—CH—COOH} \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$	Цис	Cys, C
Метионин	$\begin{array}{c} \text{CH}_3\text{—S—(CH}_2\text{)}_2\text{—CH—COOH} \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$	Мет	Met, M

Продолжение табл. 13

Аминокислота	Формула	Сокращённое обозначение	
		Русское трёхбуквенное	Международное (трёхбуквенное и однобуквенное)
Аргинин	$\text{H}_2\text{N}-\underset{\text{NH}}{\underset{\parallel}{\text{C}}}-\text{NH}-(\text{CH}_2)_2-\underset{\text{NH}_2}{\underset{ }{\text{CH}}}-\text{COOH}$	Арг	Arg, R
Лизин	$\text{H}_2\text{N}-(\text{CH}_2)_4-\underset{\text{NH}_2}{\underset{ }{\text{CH}}}-\text{COOH}$	Лиз	Lys, K
Гистидин	$\begin{array}{c} \text{N} \quad \text{C} \quad \text{CH}_2-\text{CH}-\text{COOH} \\ \parallel \quad \parallel \\ \text{HC} \quad \text{CH} \\ \backslash \quad / \\ \text{NH} \end{array}$	Гис	His, H
Пролин (иминокислота)	$\begin{array}{c} \text{H}_2\text{C} \quad \text{CH}_2 \\ \quad \\ \text{H}_2\text{C} \quad \text{CH}-\text{COOH} \\ \backslash \quad / \\ \text{NH} \end{array}$	Про	Pro, P
Фенилаланин	$\begin{array}{c} \text{CH}_2-\text{CH}-\text{COOH} \\ \\ \text{NH}_2 \\ \\ \text{C}_6\text{H}_5 \end{array}$	Фен	Phe, F
Тирозин	$\begin{array}{c} \text{CH}_2-\text{CH}-\text{COOH} \\ \\ \text{NH}_2 \\ \\ \text{C}_6\text{H}_4 \\ \\ \text{OH} \end{array}$	Тир	Tyr, Y
Триптофан	$\begin{array}{c} \text{C}_6\text{H}_5 \\ \\ \text{C}=\text{CH}-\text{NH} \\ \\ \text{CH}_2-\text{CH}-\text{COOH} \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$	Три	Trp, W
Аспарагин (амид)	$\text{H}_2\text{N}-\text{CO}-\text{CH}_2-\underset{\text{NH}_2}{\underset{ }{\text{CH}}}-\text{COOH}$	Асп	Asn, N
Глутамин (амид)	$\text{H}_2\text{N}-\text{CO}-(\text{CH}_2)_2-\underset{\text{NH}_2}{\underset{ }{\text{CH}}}-\text{COOH}$	Глн	Gln, Q

Заменяемые и незаменимые аминокислоты. По значению для животных и человека, а также для некоторых микроорганизмов аминокислоты разделяют на *заменяемые* и *незаменимые* (табл. 14).

Незаменимые аминокислоты не могут быть синтезированы организмом и поэтому обязательно должны входить в состав потребляемой им пищи. Заменяемые аминокислоты, напротив, могут синтезироваться в организме из других органических веществ.

Таблица 14

Биологическая классификация белковых (протеиногенных) аминокислот

Аминокислоты		
Незаменимые	Частично заменяемые	Заменяемые
Валин	Аргинин	Глутаминовая кислота
Гистидин	Глицин	Аспарагиновая кислота
Изолейцин	Цистин	Аланин
Лейцин	Тирозин	Серин
Лизин		Пролин
Метионин		Оксипролин
Треонин		Цистеин
Триптофан		
Фенилаланин		

Наряду с заменимыми и незаменимыми аминокислотами, нередко выделяют группу *частично заменимых* аминокислот. Появление этой группы обусловлено тем, что разные виды животных, а также человек различаются по способности синтезировать некоторые аминокислоты; эти аминокислоты получили название *частично заменимых*.

Например, птицы способны в очень небольшом объеме синтезировать аминокислоту *глицин* и вообще не могут синтезировать *аргинин*. Следовательно, они должны получать корм, содержащий белки с большим количеством аргинина и глицина.

Организм человека способен синтезировать *глицин*, но не синтезирует *аргинин*, тогда как некоторые животные аргинин синтезируют. Поэтому эти две аминокислоты, а также *тирозин* и *цистин* относят к *частично заменимым*.

Значение незаменимых аминокислот для организма состоит в том, что, помимо участия в синтезе тканевых белков, они выполняют и некоторые специальные функции. Например, отсутствие *валина* приводит к тяжёлым нарушениям функций центральной нервной системы и мышечной слабости. При отсутствии *тирозина* и *фенилаланина* нарушается синтез гормонов *тироксина* и *адреналина* (раздел 2, гл. 7). Отсутствие *метионина* и *цистина* приводит к нарушению обмена серы и к задержке процессов метилирования при синтезе гормона *адреналина*. Дефицит *триптофана* вызывает нарушение половой функции.

Животные белки (крови, молока, яиц, мяса и т. д.), а также белки дрожжевых грибов содержат все незаменимые аминокислоты. Микроорганизмы, населяющие пищеварительный тракт животных, способны синтезировать многие, в том числе незаменимые, аминокислоты. Поэтому очень важно создавать благоприятные условия для полезных микроорганизмов пищеварительного тракта.

Между тем в растительных белках (выделенных из зерна ржи, пшеницы, овса и т. д.) обычно отсутствуют 1–2, а иногда и более незаменимых аминокислот. По-

этому многие растительные белки являются *неполноценными белками*, а одностороннее кормление животных или однообразное питание человека может вызвать *частичную белковую недостаточность* и нарушение обмена веществ.

Чтобы избежать нарушений обмена веществ, необходимо сочетать белковые продукты, которые взаимно дополняют друг друга по содержанию аминокислот. Например, белок пшеницы богат аминокислотой *метионином*, но беден *лизинном*. Напротив, белок гороха или бобов содержит мало *метионина* и много *лизина*. Взятые по отдельности эти белки неполноценны, но их сочетание даёт полноценный пищевой комплекс.

СТРУКТУРА БЕЛКОВОЙ МОЛЕКУЛЫ

В 1888 г. основатель отечественной биохимической школы Александр Яковлевич Данилевский впервые высказал предположение о наличии в молекуле белка связи $-\text{NH}-\text{CO}-$, которая позднее получила название пептидной связи. В 1902 г. немецкий химик, лауреат Нобелевской премии Эмиль Фишер сформулировал полипептидную теорию строения белка, которая впоследствии получила экспериментальное подтверждение.

Молекулы белка — это гигантские полипептиды, составленные из нескольких десятков или даже сотен остатков аминокислот.

В молекулах белков чаще других встречаются 18 аминокислот и 2 амида, химические формулы и номенклатура которых приведены в таблице 13.

Первичная структура белка. Чередование аминокислотных остатков в индивидуальной молекуле белка неповторимо и строго специфично, а благодаря комбинации аминокислотных остатков полипептиды могут давать огромное число изомеров:

Число аминокислотных остатков в молекуле пептида	Возможное число изомеров
2	2
4	24
8	40 120
10	3 362 780
20	около $2 \cdot 10^{18}$

Последовательность аминокислотных остатков в индивидуальной молекуле белка образует его *первичную структуру*.

Замена хотя бы одного аминокислотного остатка в молекуле белка может привести к серьёзным нарушениям в обмене веществ. Например, замена только одного остатка *глутаминовой кислоты* на остаток *валина* в одной из цепей гемоглобина крови человека приводит к появлению аномального *гемоглобина S*. Это, в свою очередь, обуславливает возникновение тяжёлого заболевания — *серповидной анемии*: гемоглобин *S* после отдачи кислорода в тканях превращается в плохо растворимую форму, выпадает в осадок, а эритроциты деформируются и разрушаются.

В настоящее время расшифрована последовательность аминокислот в молекулах нескольких тысяч белков. Сведения о некоторых из них представлены в таблице 15.

Таблица 15

Число аминокислотных остатков в молекулах некоторых белков

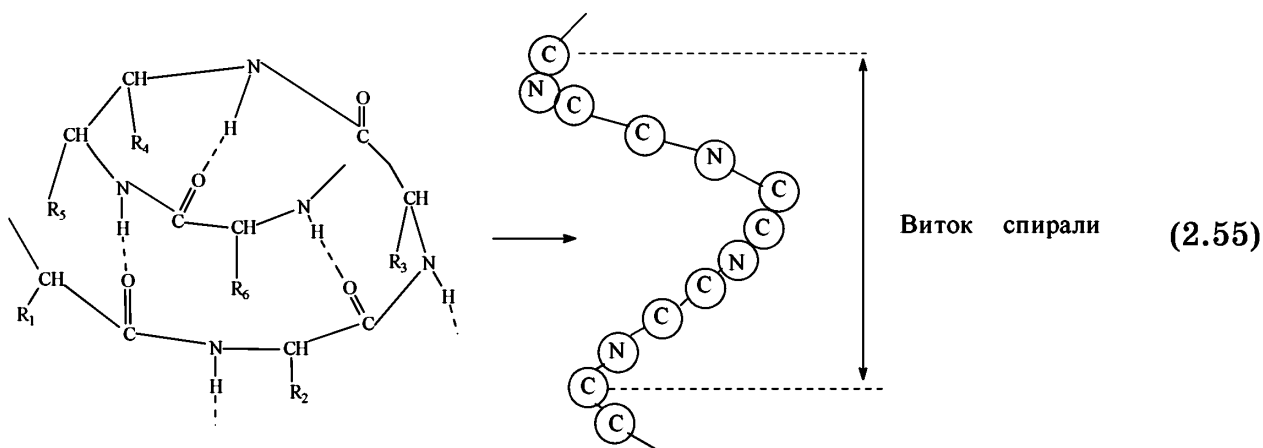
Белок	Число аминокислотных остатков
Миоглобин человека	153
Лизоцим молока человека	130
Гемоглобин человека, α -цепь	141
Цитохром сердца человека	104
Пепсин свиньи	313
Вирус гриппа	759
Токсин кобры	72
Токсин скорпиона	62

Первичная структура служит основой построения белковой молекулы, однако для того чтобы сформировалась молекула белка со всеми присущими ему природными свойствами, полипептид должен подвергнуться существенным превращениям. Прежде всего, он должен приобрести строго определённое расположение в пространстве. Кроме того, сложноорганизованные белки имеют в своём составе не одну, а несколько полипептидных цепей, которые должны объединиться в единую макромолекулу.

Совокупность формы, объёма и взаимного расположения отдельных фрагментов белковой молекулы называют *конформацией* белка. Кроме первичной, в ней различают вторичную, третичную, а иногда и четвертичную структуры.

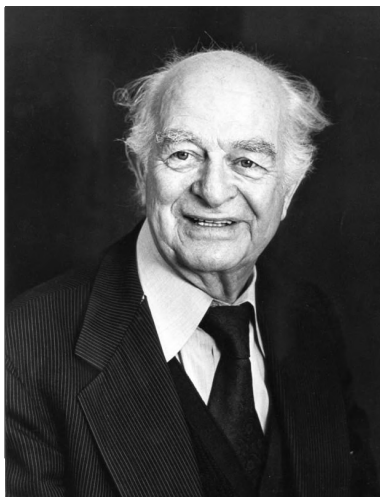
Вторичная структура белка. Наличие в молекулах полипептидов положительно заряженных *аминогрупп* ($>\text{N}-\text{H}$)⁺ и отрицательно заряженных *карбонильных групп* ($>\text{C}=\text{O}$)⁻ создаёт условия для возникновения между ними *водородных связей*.

В том случае, если между участками одной и той же полипептидной цепи, удалёнными на 4 аминокислотных остатка, возникают водородные связи (они показаны пунктиром), эта цепь закручивается в спираль (2.55). Один полный виток спирали включает 3,6 аминокислотного остатка; все карбонильные группы в спирали ориентированы в одном направлении — вперёд по ходу пептидной цепи, а группы $-\text{NH}$ — назад.



Водородные связи не столь прочны, как ковалентные, но благодаря им образуется достаточно устойчивая спираль (её называют *α -спиралью*). Модель α -спирали впервые предложил американский биохимик, лауреат Нобелевской премии

Лайнус Полинг (совместно с Р. Кори), в честь которого её называют *спиралью Полинга* (рис. 27).



Лайнус Полинг (1901–1994)

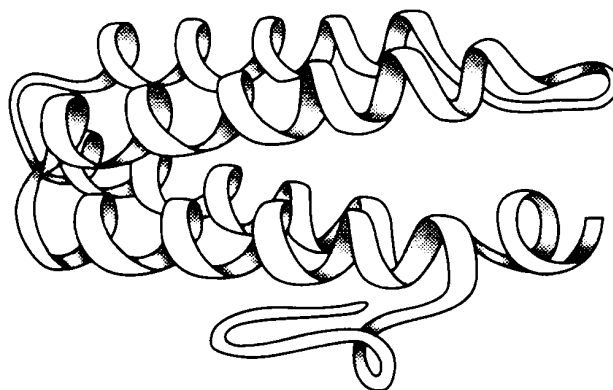


Рис. 27

Спирализация белковой молекулы

Обычно лишь часть белковой молекулы имеет вид спирали, поэтому для каждого вида белка характерна определенная *степень спирализации*. Например, в молекуле *пепсина* она достигает 28, в *альбумине* куриного яйца — 45, а в молекуле гемоглобина крови — 75%.

Если водородные связи возникают между разными параллельно ориентированными молекулами полипептида, то возникает *слоистая (складчатая) структура* белка, которая получила название *β -структуры* (рис. 28). Слоистая структура особенно характерна для волокнистых белков, например *фибрина* шёлка, *кератина* волос, *фибриногена* крови, но постоянно присутствует и в глобулярных белках.

Некоторая часть белковой молекулы находится в *неупорядоченном* состоянии, то есть не формирует ни α -спирали, ни слоистой β -структуры. Особенности вторичной структуры белка во многом зависят от его аминокислотного состава. Почти каждая аминокислота обуславливает ту или иную вторичную структуру белковой молекулы (табл. 16).

Вторичная структура белковой молекулы — это соотношение в ней трёх конформаций: 1) α -спирали; 2) слоистой β -структуры; 3) неупорядоченных фрагментов полипептидной цепи.

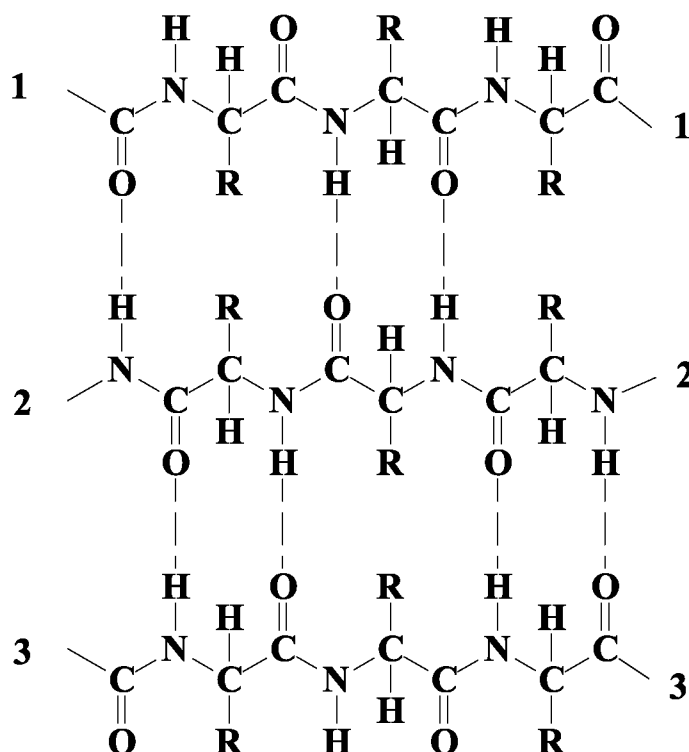


Рис. 28

Слоистая (складчатая) β -структура белка:

1–3 — полипептидные цепи, пунктиром показаны водородные связи.

Таблица 16

Аминокислоты, определяющие тип вторичной структуры белка

α -спираль	β -структура	Неупорядоченная структура
Аланин	Валин	Глицин
Глутаминовая кислота	Изолейцин	Серин
Глутамин	Треонин	Аспарагиновая кислота
Лейцин	Тирозин	Аспарагин
Лизин	Фенилаланин	Пролин
Метионин		
Гистидин		

Под влиянием различных воздействий (слабого нагревания, ионов металлов, органических соединений и др.) могут происходить обратимые изменения вторичной структуры белковой молекулы. Эти изменения сопровождаются снижением или повышением биологической активности белка, в частности его каталитической функции.

Например, присоединение фермента к субстрату (раздел 2, гл. 5) сопровождается некоторым раскручиванием (*деспирализацией*) α -спиралевидных участков белковой молекулы или, напротив, увеличением степени её спирализации. Подобные обратимые изменения структуры белковой молекулы играют важную роль в регулировании биохимических процессов в живой клетке.

Третичная структура белка. Пептидными и водородными связями не ограничено многообразие взаимодействий между аминокислотными остатками белковой молекулы. Наряду с ними известны и другие типы связей, которые определяют третичную структуру белка (табл. 17, рис. 29).

Третичная структура белка — это общее положение в пространстве одной или нескольких соединенных между собой полипептидных цепей, которые в совокупности составляют белковую молекулу.

Таблица 17

Типы связей между остатками аминокислот в молекуле белка

Ковалентные связи	Нековалентные связи
Пептидные	Водородные
Дисульфидные	Ионные
Эфирные	Гидрофобные

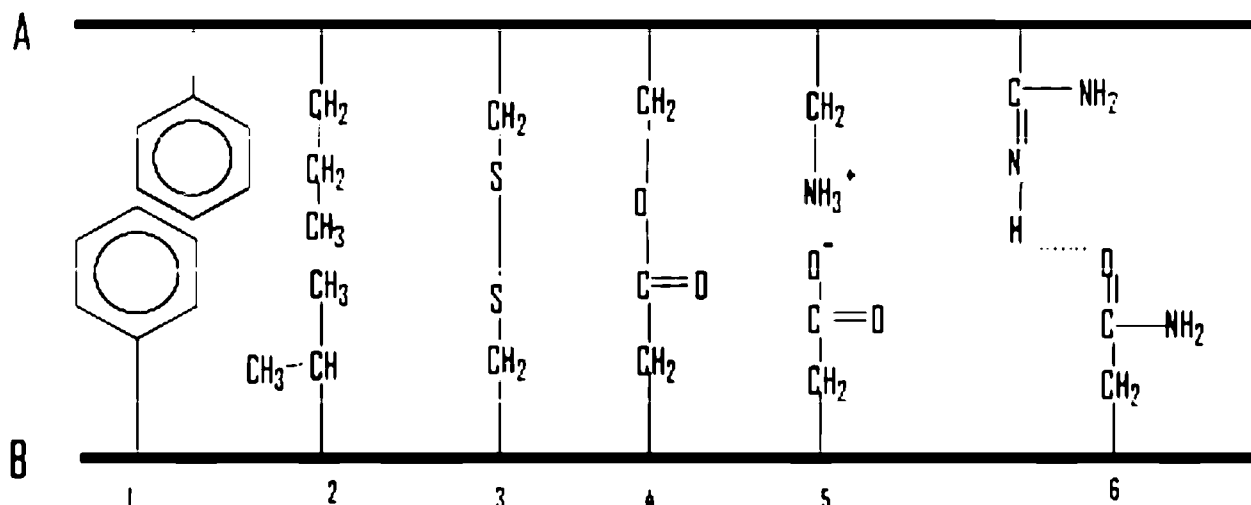


Рис. 29

Типы связей в молекуле белка:

А и В — пептидные цепи белковой молекулы; 1 и 2 — гидрофобные связи; 3 — дисульфидная связь; 4 — эфирная связь; 5 — ионная связь; 6 — водородная связь.

Довольно часто третичная структура белковой молекулы возникает в результате свёртывания полипептидных цепей в строго определённое трёхмерное образование шаровидной формы — *глобулу* (от лат. *globulus* — шарик). Такую структуру белка называют *глобулярной*, а процесс свёртывания (складывания) полипептидов — *фолдингом* (от англ. *fold* — складка, складывать). Третичная структура белковых молекул, так же как их вторичная структура, влияет на активность этих важнейших биополимеров, в частности на их каталитическую функцию.

Важную роль в формировании третичной структуры играет взаимодействие аминокислотных радикалов с молекулами окружающего растворителя. В биологических средах белковые молекулы, как правило, окружены молекулами воды, поэтому третичную структуру белка во многом определяет гидрофильный или, напротив, гидрофобный характер этих радикалов (см. раздел 3).

Совершенствование методов исследования структуры химических соединений (рентгеноструктурного анализа, ядерно-магнитного резонанса) позволило выяснить форму и размеры индивидуальной белковой молекулы, которые зависят от её третичной структуры (рис. 30, 31).

Белковые частицы могут быть шаровидными или удлинёнными — от эллипса до нити. Обычно отношение длинной оси к короткой оси молекулы белка варьирует от 3 до 6, а длина белковых молекул в среднем составляет несколько десятков нанометров (1 микрометр = 1000 нанометров).

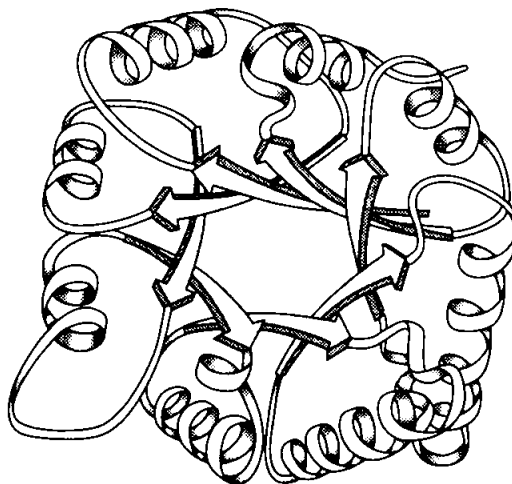


Рис. 30

Третичная конформация белковой молекулы — сочетание спиральной и слоистой (показана стрелками) структур

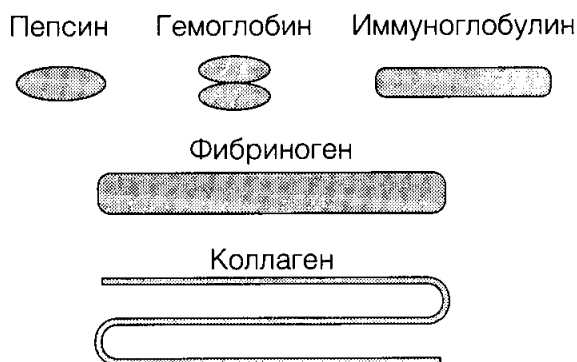


Рис. 31

Формы молекул белков

Четвертичная структура белка. Крупные белковые молекулы, имеющие молекулярную массу около 50 000 и более, как правило, состоят из нескольких частей (*субъединиц*) относительно небольшой молекулярной массы. Такая структура белка называется четвертичной.

Например, молекула *гемоглобина* крови человека имеет молекулярную массу 68 000 и состоит из 4 субъединиц, каждая из которых имеет массу 17 000. Молекула *инсулина* человека имеет молекулярную массу 36 000. Она состоит из 3 субъединиц с молекулярной массой по 12 000, причем каждая из них в свою очередь, расщепляется на две равные части массой по 6 000.

Белок оболочки *вируса табачной мозаики* имеет огромную молекулярную массу — 40 000 000. Эта гигантская белковая молекула состоит из 2130 субъединиц с массой 17 500 каждая. Четвертичная структура одного из белков — *ферритина*, молекула которого состоит из 24 субъединиц, показана на рисунке 32.

Субъединицы белковых молекул называют *протомерами*, а крупную белковую молекулу, объединяющую субъединицы, называют *мультимером*, или *эпимолекулой*. Объединение протомеров в эпимолекулу происходит благодаря водородным, ионным и гидрофобным связям (см. рис. 29).

Молекулы белков, обладающие четвертичной структурой, при определенных условиях могут расщепляться (*диссоциировать*) в растворах на субъединицы,

которые, в свою очередь, могут объединяться (*ассоциировать*) с образованием первоначальной структуры. Поскольку четвертичной структурой обладают многие ферменты, такие трансформации имеют большое значение для регулирования их активности в биологических средах.

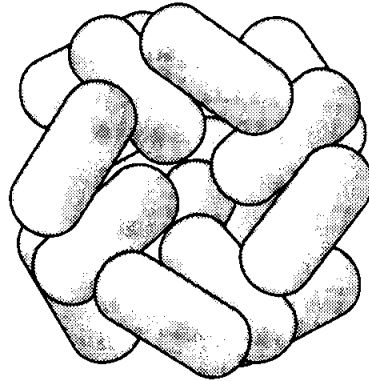


Рис. 32

Четвертичная структура молекулы белка ферритина (эпимолекула состоит из 24 протомеров)

Денатурация белка. Белки благодаря внутримолекулярным ковалентным и нековалентным связям имеют определённую, строго специфичную *первичную, вторичную, третичную*, а иногда и *четвертичную* структуру. Только после приобретения полипептидом определённой пространственной структуры (*конформации*), этот предшественник белковой молекулы превращается в основу всего живого — белок.

Между тем возникновение конформации белковых молекул возможно лишь в определенных условиях (температуры, pH, солёности). Конформация, свойственная белкам в их естественном (природном), активном состоянии, получила название *нативной конформации* (от *англ.* native — природный).

Под влиянием различных факторов — высокой температуры, органических растворителей, кислой или щелочной реакции среды, ионов тяжелых металлов — может произойти нарушение нативной конформации белка. Такие нарушения получили название *денатурации белка*.

В зависимости от глубины воздействия на структуру белка, денатурация бывает *обратимой* или *необратимой*. В основе обратимой денатурации белковой молекулы лежит разрыв наименее прочных связей (водородных, гидрофобных) и, как следствие, развёртывание (деспирализация) полипептидной цепочки. Впоследствии, после устранения повреждающего фактора, происходит *ренатурация* — восстановление нативной конформации белка.

В случае необратимой денатурации белка (например, какого-либо фермента), происходит полная потеря его биологической активности (в данном случае — ферментативной). Большинство белков денатурируют при температуре 50–60°C. Такая необратимая денатурация происходит, например, в белках куриных яиц при их варке. Биологическая активность белков при этом необратимо утрачивается, но их аминокислотный состав (а значит, и пищевая ценность) при этом сохраняется.

В медицине и ветеринарии в процессе приготовления *вакцин* осуществляется необратимая денатурация белков *патогенных микроорганизмов* — возбудителей болезней человека и животных. В результате такой денатурации белки утрачи-

вают патогенность, но при этом сохраняют свойства *антигенов*, то есть способность вызывать в организме человека или животного иммунную реакцию (раздел 2, гл. 8).

ФУНКЦИИ БЕЛКОВ

Никакие другие биоорганические соединения не обладают такими разнообразными функциями, как белки. Многофункциональность белковых молекул во многом определяет ключевую роль этих биологических полимеров в явлениях жизни. Рассмотрим основные функции белков.

1. Белки-ферменты. Важнейшее свойство белков — их каталитическая активность. Каталитически активные белки называются *ферментами* (от лат. *fermentum* — закваска) (см. раздел 2, гл. 5).

Как правило, белки-ферменты обладают сложной конформацией, соответствующей пространственной структуре того субстрата, с которым они взаимодействуют. Это обеспечивает *строгую специфичность* взаимодействия фермента с субстратом и *тонкое регулирование* его каталитической активности.

2. Регуляторные белки проявляют активность по отношению к таким важнейшим процессам, как *регуляция экспрессии генов, рост и развитие организма*.

К регуляторным белкам принадлежат *гистоны*. Эти белки находятся в составе хроматина клеточных ядер, где они связаны с ДНК ионными и другими связями слабого взаимодействия (раздел 2, гл. 3). Гистоны влияют на матричную активность ДНК, чем и определяется их регуляторная функция.

Наряду с гистонами регуляторной активностью обладают, например, *белки рибосом*, участвующие в трансляции (раздел 4, гл. 2); *белки — посредники гормонов* (раздел 5, гл. 3); *онкогенные белки*, вызывающие злокачественное перерождение клеток.

3. Белки-гормоны воздействуют на фундаментальные механизмы обмена веществ. Особенность этих белков — наличие в их молекулах зон, ответственных за соединение с рецепторами гормонов в клетке-мишени организма. Другие небольшие участки белковой молекулы являются носителями гормональной активности. Молекулярная масса большинства белков-гормонов находится в пределах от 20 000 до 40 000 единиц.

В настоящее время изучено несколько десятков гормонов белковой природы, среди которых — *инсулин, глюкагон, гормон роста (соматотропный гормон — СТГ), вазопрессин, паратгормон* и др. (раздел 2, гл. 7).

4. Защитные белки. Важнейшие защитные белки — это *антитела*, вырабатываемые организмом животного или человека в ответ на внедрение *антигенов* — носителей чужеродной генетической информации. Защитные белки этой группы, называемые также *иммуноглобулинами*, специфически связываются с антигенами и нейтрализуют их. Защиту организма от патогенных микроорганизмов и продуктов их жизнедеятельности обеспечивают и многие другие белки иммунной системы (*лизоцимы, интерфероны, комплемент* и др.) (см. раздел 2, гл. 8).

Белки *системы свертывания крови* также принадлежат к защитным белкам. Например, белок *тромбин* ускоряет превращения растворимого белка *фибрино-*

гена в нерастворимый фибриллярный белок *фибрин*. В результате образуется тромб, препятствующий потере крови.

Гидрофильные белки, наряду с другими органическими соединениями, способны в клетке связывать воду, что понижает температуру её замерзания. Это определяет роль белков как *криопротекторов* (раздел 3, гл. 2).

5. Белки-токсины синтезируются животными, растениями и микроорганизмами. Наиболее детально изучены структура и механизмы действия токсических белков змей (*королевской, азиатской, индийской кобры, африканских древесных змей* и др.). В большинстве своем они блокируют передачу нервного импульса и поэтому названы *нейротоксинами*.

Довольно полно изучены токсины грибов. Например, токсический полипептид *фаллоидин* бледной поганки подавляет активность фермента *РНК-полимеразы*, блокирует транскрипцию и синтез важнейших белков в организме, подверженном отравлению (раздел 2, гл. 8).

Многие токсины бактерий (*дифтерийный, холерный, дизентерийный* и др.) подавляют синтез белка в рибосомах клетки. Другие белки-токсины (*стафилококковый, энтеротоксин* кишечной палочки) перфорируют клеточную стенку и вызывают лизис клетки.

На основе токсических белков учёные-иммунологи создают вакцины (*анатоксины*), широко используемые в медицине и ветеринарии (раздел 6, гл. 2).

6. Рецепторные белки. Восприятие какого-либо вида энергии внешней среды органами чувств имеет единый механизм. Он включает:

а) восприятие энергии сигнала рецепторными белками, находящимися в мембранах клетки;

б) преобразование энергии сигнала особыми белковыми молекулами в специфическую информацию, влияющую на обменные процессы.

Энергию света воспринимают *фоторецепторные белки* — *опсин* животных и *фитохром* растений. Под влиянием светового сигнала эти белки изменяют свою структуру и передают возбуждение клеткам-мишеням.

Особый *обонятельный белок* выделен из сенсилл самцов *тутового шелкопряда*. Он реагирует на половой феромон самок этого вида (раздел 2, гл. 9). Особый *сладкочувствительный белок* связывает моно- и дисахариды, благодаря чему организм улавливает присутствие в среде этих углеводов и оценивает их сладость (раздел 2, гл. 1).

Белки-рецепторы участвуют в восприятии звуковых колебаний и преобразовании их в нервные импульсы, а также служат *посредниками гормонов* (раздел 5, гл. 3).

7. Транспортные белки обеспечивают как дальний транспорт органических и неорганических соединений по внутренним транспортным магистралям организма, так и ближний транспорт через плазматические мембраны клетки.

В организме позвоночных животных и человека функцию доставки O_2 к тканям выполняют *гемоглобины*, у моллюсков и членистоногих — *гемоцианины*, у кольчатых червей — *гемэритрины*. Аналогичную роль в тканях растений, заселённых азотфиксирующими бактериями, выполняет белок *легогلوبин*.

Сывороточный альбумин крови переносит многие анионы и катионы, а также находящиеся в крови *стероидные гормоны* и другие соединения. Белки плазмы принимают участие в транспорте веществ через стенки капилляров кровеносной

системы. Являясь высокомолекулярными полимерами, они создают *коллоидно-осмотическое давление* крови. Это давление играет ключевую роль в транспорте питательных веществ из капилляров в окружающие ткани, а продуктов распада — в обратном направлении (раздел 3, гл. 2, рис. 60).

Белки внутренних и наружных мембран клетки (*порины, транслоказы*) — это разновидность транспортных белков, которые обеспечивают перенос различных соединений через клеточные мембраны. Транспортную функцию выполняют также *информатины* — особые белки ядра, которые образуют с информационной РНК комплекс (нуклеопротеин) и в таком виде обеспечивают её перенос (транслокацию) из ядра в цитоплазму.

8. Накопительная функция белков выражается в их способности служить местом хранения и мобилизации (своеобразным депо) химических соединений, постоянно участвующих в обмене веществ организма. Примерами таких белков служат *ферритин*, найденный в печени, селезёнке и костном мозге, и *миоглобин* — белок мышц животных и человека.

Белок ферритин, четвертичная структура которого показана на рисунке 32, представляет собой полую сферу, оболочка которой пронизана каналами. Через эти каналы внутрь сферы поступают ионы железа, которые вначале накапливаются этим белком, а затем используются клетками для синтеза разнообразных железосодержащих соединений. В полости одной молекулы ферритина способны разместиться до 4500 молекул FeO , что составляет около 20% массы белка.

Белок миоглобин — это металлопротеин, содержащий Fe^{2+} в составе гема (1.24). Миоглобин находится в поперечно-полосатых мышцах животных и человека. Он играет роль накопителя кислорода (O_2), который доставляется гемоглобином крови в мышцы, где используется в клеточном дыхании как окислитель.

9. Сократительные белки. К этой группе принадлежат *белки мышц* животных, а также сократительные белки многих других клеток (бактерий, грибов, растений и животных).

Белки жгутиков одноклеточных животных, подвижных клеток грибов и водорослей, сперматозоидов животных обеспечивают их активное перемещение в жидкой среде. *Белки-фибриллы* амёбы участвуют в перетекании её цитоплазмы. Движение хромосом в процессе деления клетки регулируют особые *фибрилярные белки*, а движение цитоплазмы клетки — *белки микротрубочек*.

Сокращение мышц обеспечивают белки *миозин* и *актин*. При мышечном сокращении эти белки образуют комплекс — *актомиозин*, каждая фибрилла которого состоит из 2500 тончайших нитей. Сокращение нитей актомиозина осуществляется благодаря энергии АТФ:



(2.56)

Примечательно, что белок миозин при этом играет роль фермента, активирующего распад АТФ при участии ионов Ca^{2+} . Таким образом, миозин совмещает функции *сократительного* и *каталитического* белка.

Обстоятельные исследования ферментативной активности миозина были проведены выдающимся отечественным биохимиком Владимиром Александровичем Энгельгардтом. Они показали, что главные мышечные белки, обладая ферментативными функциями, демонстрируют непосредственную связь между механикой и химизмом мышечной деятельности.

10. Структурные белки участвуют в создании структуры биологических мембран, цитоскелета, ядерного и межклеточного матрикса. Белки клеточных мембран закрепляют в них ферменты, фосфолипиды и другие соединения, входящие в состав этих важнейших субклеточных структур.

Белки цитоскелета участвуют в создании внутриклеточной структуры. В результате эукариотическая клетка становится разделённой на отсеки (*компартменты*), в которых протекают специфические биохимические превращения. Аналогичному упорядочению процессов внутри клеточного ядра способствуют структурные белки *ядерного матрикса*.

Среди структурных белков преобладают фибриллярные белки, представителями которых являются *коллаген, кератин, эластин, фиброин* и др.

Коллаген — важный компонент соединительной ткани, он входит в структуру кожи, костей, сухожилий, кровеносных сосудов, хрящей, зубов. Его главная функция — образование нерастворимых фибрилл высокой прочности (рис. 33). Молекула коллагена богата аминокислотами *глицином* и *пролином*, а также содержит остатки сахаров — *глюкозы* и *галактозы*. Следовательно, коллаген представляет собой сложный белок — *гликопротеин*.

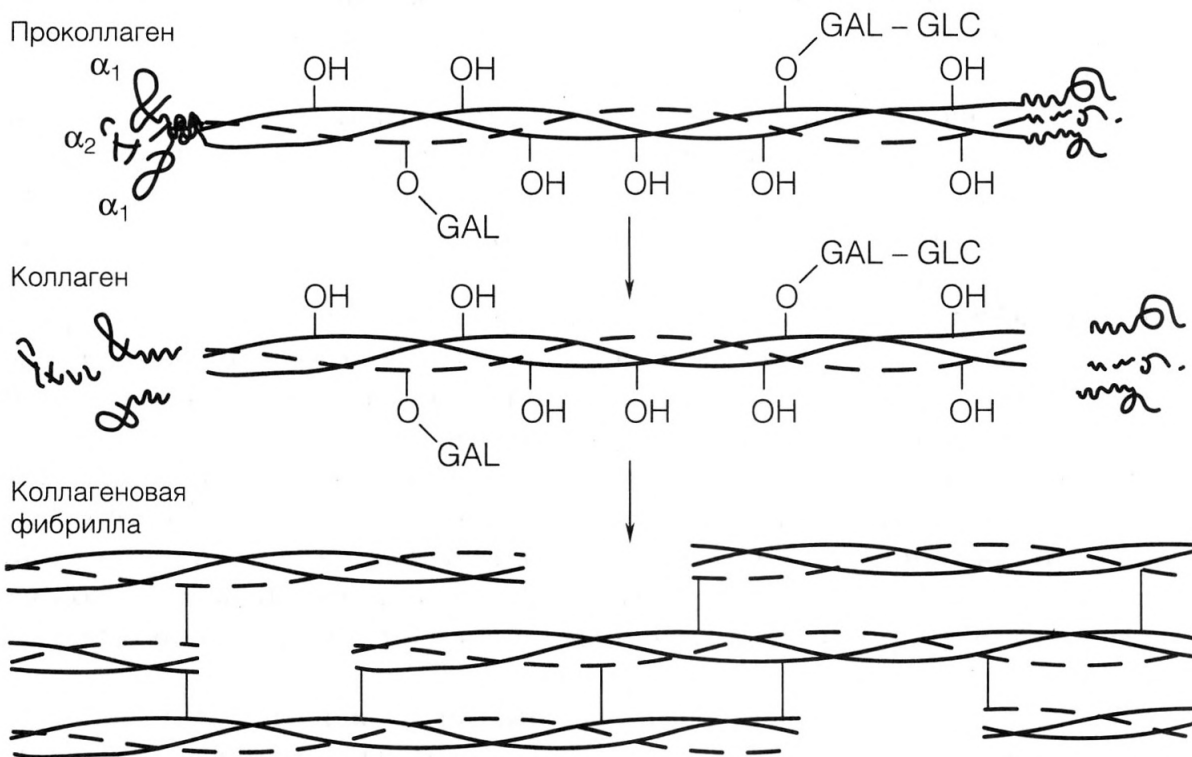


Рис. 33
Структура белка коллагена

Коллаген нерастворим в воде, но очень легко набухает с образованием студня. Если волокна коллагена подвергать длительному кипячению, происходит час-

тичный гидролиз и изменение внутренней структуры белка. Он становится растворимым и превращается в *желатин*. На этом свойстве коллагена основано приготовление прозрачных питательных субстратов (твёрдых питательных сред) для культивирования некоторых микроорганизмов, а также пищевого продукта студня.

Кератин — это фибриллярный белок, из которого построены роговые образования (волосы, ногти, клювы, когти, перья, шипы, панцирь, сухой наружный слой кожи). В молекуле кератина содержится большое число гидрофобных аминокислот, благодаря которым формируется характерная для этого белка *суперспираль*, состоящая из трёх закрученных цепей (рис. 34).

При образовании роговых структур (волос, шерсти, панциря и пр.) фибриллы кератина погружаются в белок-матрикс, богатый остатками серосодержащей аминокислоты *цистеина* (до 40% от общего количества аминокислот). Благодаря цистеину образуется большое число дисульфидных мостиков $-S-S-$, которые придают кератиновым волокнам жёсткость. Обратимое восстановление дисульфидных связей идет по схеме:

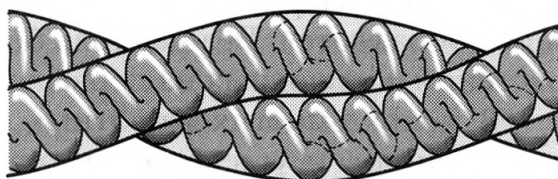


Рис. 34
Структура белка кератина

Такие реакции протекают, например, в процессе «химической» укладки волос (перманента), а также при обработке шерсти с целью придания ей несминаемых складок. Меркаптановые соединения (*тиогликолят аммония* $-HS-CH_2-COONH_4$) восстанавливают кератин, и он становится гибким, поддающимся формированию. Последующее окисление кератина (посредством H_2O_2) вызывает образование дисульфидных связей и фиксирует форму волокна.

Эластин — это нерастворимый фибриллярный белок, играющий важную роль в формировании эластичных тканей артерий, лёгких, связок и др. Молекула эластина, состоит почти из 760 аминокислотных остатков, а участки полипептидной цепи эластина, не имеющие упорядоченной конформации, сохраняют способность к обратимому растяжению. В результате создается структура, обуславливающая растяжимость связок, артерий, лёгких и др.

Фиброин шёлка относится к фибриллярным β -структурным белкам. В фиброине полипептидные цепи образуют складчатую структуру и придают шёлковому волокну высокую прочность. Эластичность шёлковой нити придаёт другой структурный белок — *серицин*, имеющий менее упорядоченную вторичную структуру.

11. Метаболическая функция белков проявляется в процессе их распада. При распаде белков образуются пептиды и свободные аминокислоты, которые служат

строительным материалом для синтеза многих биоорганических соединений, в том числе новых белков.

Например, *альбумины* эпителия превращаются в *кератины* накожных образований (когтей, копыт, рогов). *Белки мышц* в месте своего прикрепления к кости постепенно превращаются в *коллагены* и *эластины*, в результате чего мышечное волокно преобразуется в сухожилие. В период половой активности рыб (нереста) их *мышечные белки* частично распадаются и расходуются на построение *белков половых продуктов*.

В результате гидролиза белков в организме появляются аминокислоты. Они легко преобразуются в биологически активные вещества — *гормоны, витамины, пигменты* и др. Например, аминокислота *тирозин* в надпочечниках превращается в гормон *адреналин*, в щитовидной железе она же преобразуется в гормон *тироксин* (раздел 2, гл. 7 (2.74), (2.75)), а в коже, в волосах и перьях — в чёрный пигмент *меланин*.

12. Пищевую функцию белков демонстрирует их высокое содержание в молоке (от 3 до 15%). В молоке многих животных содержание белка сопоставимо с количеством жиров и углеводов (в основном *лактозы*) и даже превышает его (табл. 18).

Таблица 18

Содержание белков, жиров и углеводов (в %) в молоке домашних животных

Животные	Белки	Жиры	Углеводы
Корова	3,4	3,6	5,0
Коза	3,7	4,0	4,5
Овца	5,1	6,1	4,2
Свинья	6,1	6,4	4,0
Кошка	9,3	3,5	4,9
Собака	9,7	9,3	3,1
Крольчиха	15,5	10,4	1,9
Олениха	14–20	17,0	2,8

Белок молока *казеин*, на долю которого приходится до 80% от общего количества белков, — это полноценный белок, включающий все аминокислоты, необходимые для организма животного или человека, а также фосфорную кислоту, необходимую для синтеза АТФ. Такие же полноценные белки содержат яйца птиц и рептилий, икра рыб и земноводных.

Богаты белками также семена, клубни, луковицы, корнеплоды растений. При их прорастании запасные белки распадаются на аминокислоты, которые служат источником для синтеза новых белков и других азотистых соединений в клетках молодых растений. Следовательно, белки подобно углеводам и липидам запасаются организмом впрок.

Высокая пищевая ценность белка лежит в основе рационального питания человека и кормления домашних животных. В обычных условиях количество необходимого белка в сутки для взрослого человека составляет 1,5–2,0 г на 1 кг массы тела, а в условиях длительного холода и при очень тяжёлой физической работе возрастает до 3,0–3,5 г.

Распад белков сопровождается выделением заметного количества энергии (около 17 кДж/моль). Правда, энергетическая ценность белков в 1,5–2 раза ниже, чем углеводов и липидов. Поэтому в условиях сбалансированного энергетиче-

ского обмена распад белков в первую очередь служит источником ценных пластических веществ.

Тестовые задания

1. Какие аминокислоты содержат по 2 аминокислотные группы?
а) лейцин; б) лизин; в) аргинин; г) серин.
2. Какие аминокислоты содержат серу (1), а какие — спиртовую группу (2)?
а) валин; б) метионин; в) серин; г) треонин; д) цистеин.
3. Какие аминокислоты являются незаменимыми для организма человека?
а) глицин; б) лизин; в) серин; г) метионин; д) пролин; е) валин; ж) триптофан; з) аланин.
4. Какие аминокислоты принадлежат к ароматическим соединениям (1), а какие — к гетероциклическим соединениям (2)?
а) гистидин; б) тирозин; в) пролин; г) триптофан; д) фенилаланин.
5. Расположите белки и полипептиды в порядке возрастания их молекулярной массы.
а) гемоглобин человека; б) инсулин человека; в) токсин кобры; г) белок вируса табачной мозаики; д) фаллоидин бледной поганки.
6. Соотнесите белки и их функции.

1) гормональная;	а) пепсин;
2) структурная;	б) актин;
3) защитная;	в) гемоглобин;
4) транспортная;	г) иммуноглобулин;
5) накопительная;	д) ферритин;
6) сократительная;	е) кератин;
7) ферментативная;	ж) инсулин;
	з) коллаген.
7. Какие белки участвуют в транспорте O_2 в организме животных (1) и человека (2)?
а) тромбин; б) гемоцианин; в) гемоглобин; г) миозин; д) гемэритрин.
8. Соотнесите сложные белки с небелковым компонентом в составе их молекул.

1) миоглобин;	а) фосфорная кислота;
2) коллаген;	б) азотистое основание — гем;
3) инсулин;	в) углевод;
4) хроматин ядра;	г) ДНК;
5) казеин молока;	д) Zn;
	е) Fe.

ГЛАВА 3. НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ

Нуклеиновые кислоты впервые были выделены во второй половине XIX в. из клеток различных органов — печени, селезёнки, щитовидной железы, спермы и др. Название этих соединений (от *лат.* *nucleus* — ядро) отражает их высокую концентрацию в ядрах растительных и животных клеток.

В 1944 г. ученые под руководством американского микробиолога и генетика Освальда Теодора Эйвери в опытах на бактериях впервые доказали, что носителем генетической информации является дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК).



Освальд Эйвери (1877–1955)

Вначале это сообщение не привлекло заслуженного внимания, так как в то время полагали, что ДНК слишком простая молекула, чтобы содержать всю генетическую информацию, необходимую для организма. Однако последующее развитие науки позволило по достоинству оценить открытие О. Эйвери и выяснить уникальную роль нуклеиновых кислот в живой природе.

Нуклеиновые кислоты — это важнейшие *информационные молекулы*, которые хранят, копируют и передают информацию обо всех наследственных признаках и свойствах организма.

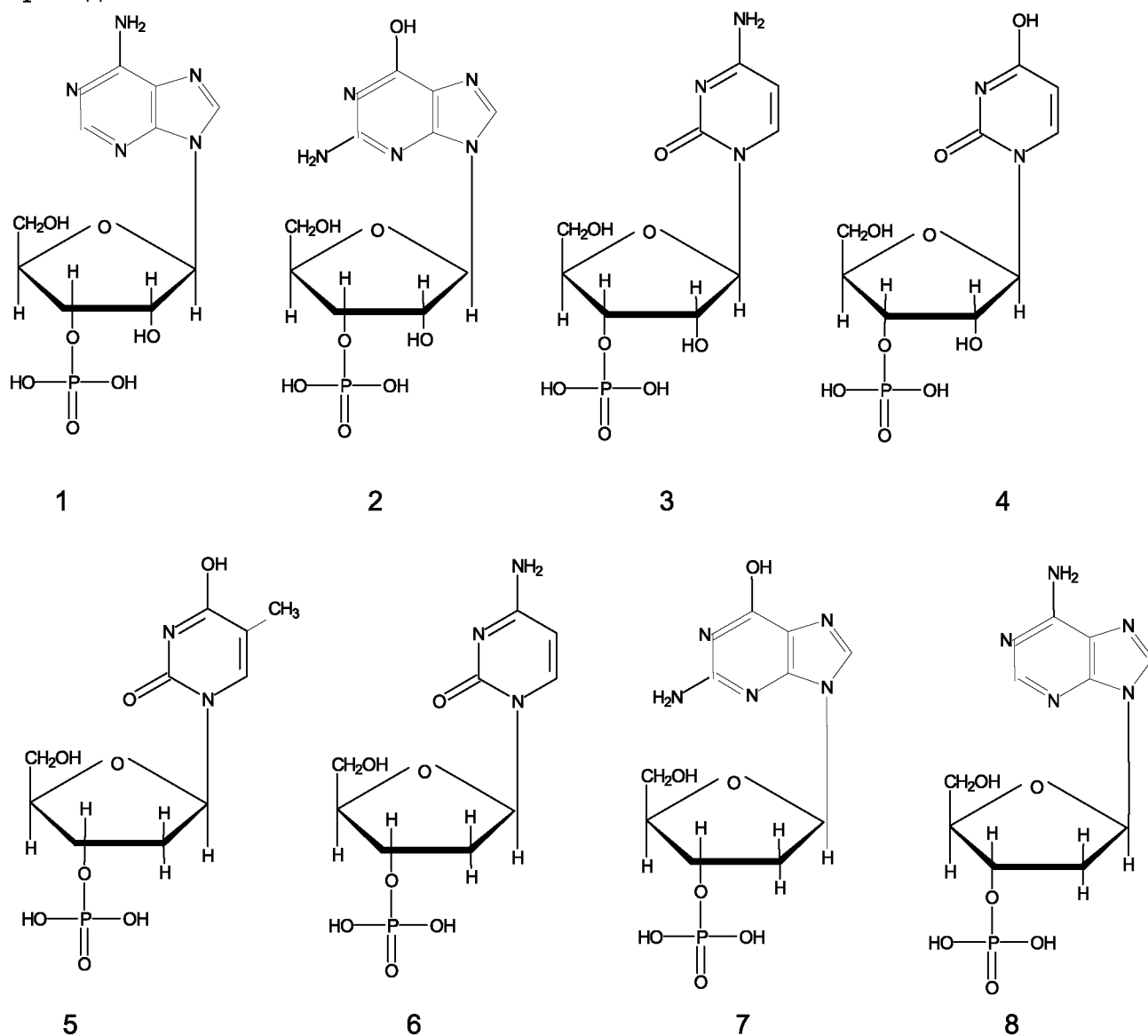
СТРУКТУРА НУКЛЕИНОВЫХ КИСЛОТ

По своей химической структуре нуклеиновые кислоты — это полимеры, мономерными звеньями которых служат нуклеотиды. Нуклеотидами называют сложные органические соединения, распадающиеся при гидролизе на три основных компонента:

- 1) *азотистое основание* — пуриновое или пиримидиновое;
- 2) *моносахарид* рибозу или дезоксирибозу (2.7);
- 3) *фосфорную кислоту*.

Если нуклеиновая кислота содержит сахар *рибозу*, она называется *рибонуклеиновой кислотой (РНК)*, а если *дезоксирибозу*, то *дезоксирибонуклеиновой ки-*

слотой (ДНК). Формулы природных нуклеотидов, формирующих ДНК и РНК, приведены ниже:

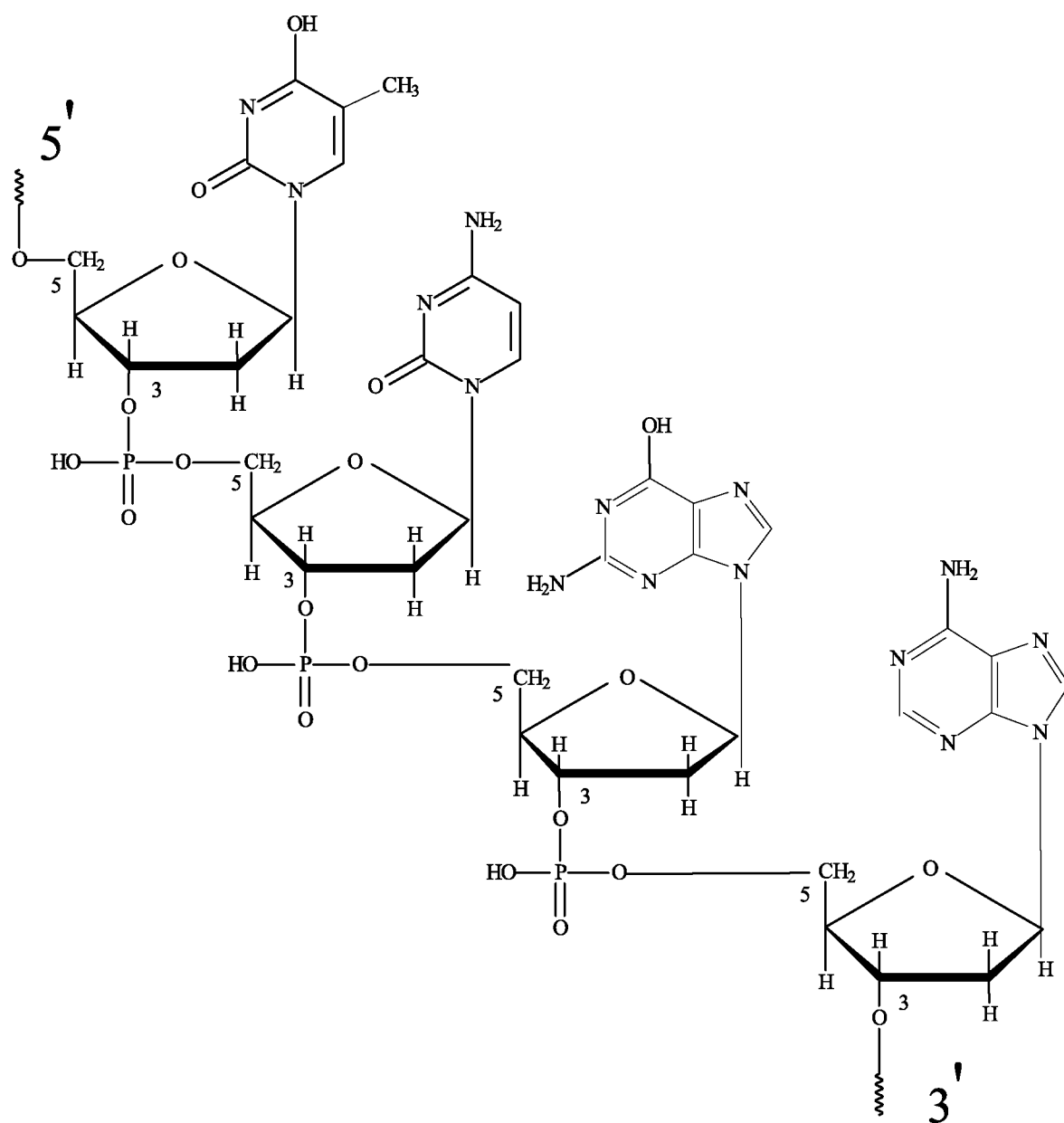


(2.58)

Рибонуклеотиды: 1 — аденозинмонофосфат (АМФ); 2 — гуанозинмонофосфат (ГМФ); 3 — цитидинмонофосфат (ЦМФ); 4 — уридинмонофосфат (УМФ).

Дезоксирибонуклеотиды: 5 — дезокситимидинмонофосфат (дТМФ), 6 — дезоксцитидинмонофосфат (дЦМФ), 7 — дезоксигуанозинмонофосфат, 8 — дезоксиаденозинмонофосфат (дАМФ).

Природные нуклеотиды могут нести остаток фосфорной кислоты не только при 3-м, но и при 5-м атоме углерода моносахарида, что определяет существование их изомеров. Остатки фосфорной кислоты при участии ферментов *ДНК*- и *РНК*-полимераз обеспечивают соединение нуклеотидов в полимерную цепь (2.59). Как видно из приведенной формулы, *N*-гликозиды рибозы (или дезоксирибозы) связаны между собой остатками фосфорной кислоты за счёт спиртовых групп при 3-м или 5-м атомах углерода сахара. Поэтому один конец цепи называют 3'-концом, а противоположный — 5'-концом.



(2.59)

В результате возникает *одноцепочечная* молекула нуклеиновой кислоты. Такую структуру имеют молекулы РНК большинства организмов и молекулы ДНК некоторых вирусов. Число нуклеотидных звеньев в цепи ДНК колеблется от нескольких десятков тысяч до сотен тысяч, а в молекулах РНК — от нескольких десятков до нескольких тысяч.

Двухцепочечные молекулы нуклеиновых кислот, характерные для ДНК и некоторых вирусных РНК, образуются благодаря *водородным связям* между азотистыми основаниями. Такие связи возникают между основаниями *аденин — тимин* в молекуле ДНК, *аденин — урацил* в молекуле РНК (сокращенно А–Т, А–У) и *гуанин — цитозин* — в ДНК и РНК (Г–Ц). Химическое строение парных оснований дополняет друг друга (2.60).

Такое соответствие (дополнительность) химического строения называют *комплементарностью* (от лат. complementum — дополнение, довершение), а сами парные азотистые основания — *комплементарными*.

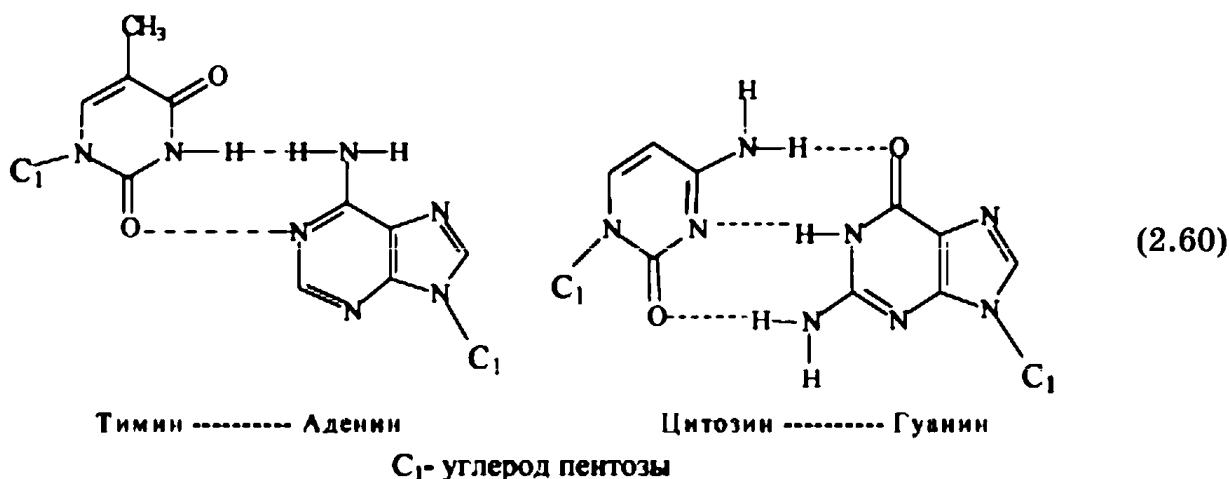


Таблица 19

Основные типы структур нуклеиновых кислот — ДНК и РНК

Нуклеиновая кислота	Структура нуклеиновой кислоты	Источник нуклеиновых кислот
ДНК	Двухцепочечная	Все бактерии, грибы, растения, животные и человек, большинство ДНК-содержащих вирусов
	Одноцепочечная	Некоторые ДНК-содержащие вирусы*
РНК	Двухцепочечная	Некоторые РНК-содержащие вирусы**
	Одноцепочечная	Все бактерии, грибы, растения, животные и человек, некоторые РНК-содержащие вирусы

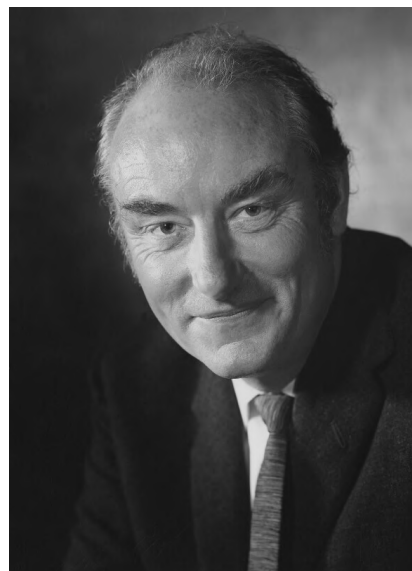
*Бактериофаги *M13* и *fd*, вирус штриховатости кукурузы и др.

**Вирус карликовости клевера, вирус болезни сахарного тростника, вирусы грибов и др.

Как было установлено в 1953 г. лауреатами Нобелевской премии, американским биохимиком Джеймсом Уотсоном и английским генетиком Фрэнсисом Криком, молекула ДНК представляет собой *правозакрученную двойную спираль*, построенную из двух противоположно направленных (*антипараллельных*) цепей полинуклеотидов (рис. 35).



Джеймс Уотсон (1928)



Фрэнсис Крик (1916–2004)

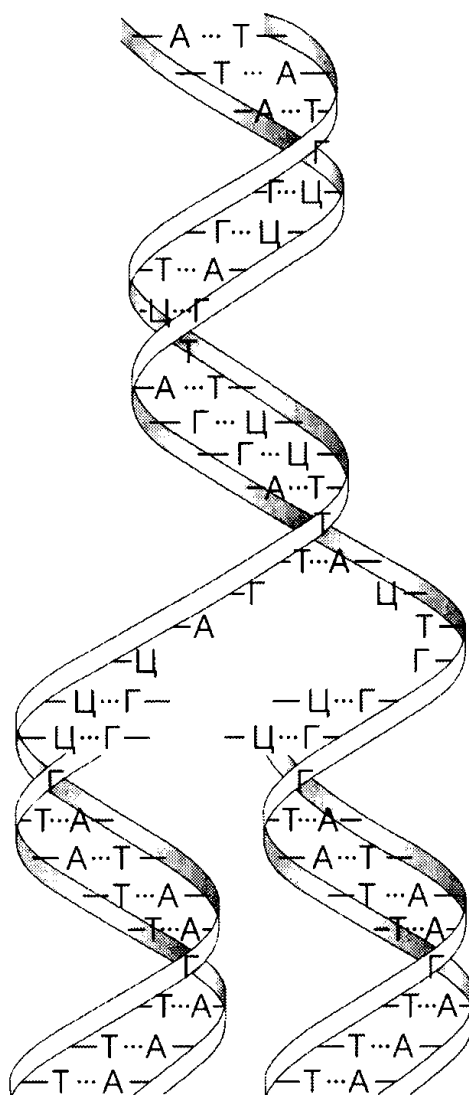


Рис. 35
Вторичная структура молекулы ДНК

Стабильность такой структуре ДНК придают *водородные* и *гидрофобные* связи. Водородные связи, как мы видели, устанавливаются между комплементарными азотистыми основаниями и направлены *поперёк* спирали. Гидрофобные связи действуют *вдоль* оси спирали: они как бы прижимают уложенные в стопку азотистые основания, поэтому получили название *стэкинг-взаимодействий* (от *англ. stack* — штабель).

Таковы основные особенности строения нуклеиновых кислот, которые определяют их *первичную* и *вторичную* структуру.

Первичная структура ДНК (РНК) — это строго постоянная для биологического вида последовательность нуклеотидов, составляющих полимерную (полинуклеотидную) цепь. *Вторичная структура* — это расположение полинуклеотидных цепей ДНК или РНК в пространстве.

Анализ первичной структуры молекул ДНК и РНК позволил американскому биохимику Эрвину Чаргаффу сформулировать ряд правил (*правил Чаргаффа*), которым подчиняется строение нуклеиновых кислот.

1. В молекуле ДНК молярная сумма пуриновых оснований (А и Г) равна молярной сумме пиримидиновых оснований (Ц и Т): $A + G = C + T$.

2. В молекулах ДНК число остатков А всегда равно числу остатков Т, в таком же соотношении находятся Г и Ц: $A = T, G = C$.

3. Отношение молярных сумм $(G + C):(A + T)$ в молекуле ДНК, а также $(G + C):(A + U)$ в молекуле РНК специфично для разных организмов и поэтому может служить их важной молекулярно-биологической характеристикой. Такое соотношение получило название *коэффициента специфичности нуклеиновых кислот*.

Как показали дальнейшие исследования российского биохимика А. Н. Белозерского, в природе распространены ДНК двух типов, различающиеся по нуклеотидному составу. В ДНК одних организмов преобладают (А + Т) нуклеотиды. Такая ДНК характерна для человека, высших животных и растений, большинства грибов. Поэтому ДНК таких организмов относят к *АТ-типу*.

В ДНК многих микроорганизмов (одноклеточных животных, дрожжевых грибов, большинства бактерий и вирусов) преобладают (Г + Ц) нуклеотиды, то есть им свойственна ДНК *ГЦ-типа*. Эти и другие особенности строения ДНК учёные используют для выявления эволюционных связей между систематическими группами организмов.

Благодаря разработке методов определения первичной структуры ДНК, или *секвенирования ДНК* (от англ. sequence — последовательность), сегодня известна первичная структура многих фрагментов ДНК, включая фрагменты генома человека (табл. 20).

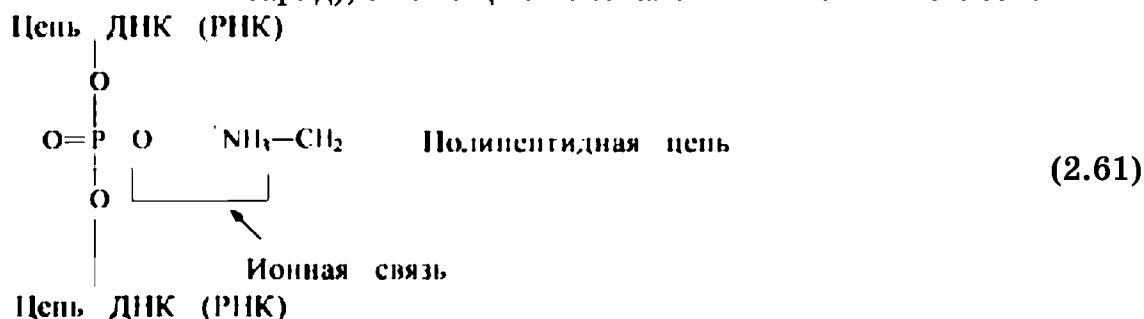
Таблица 20

Число нуклеотидных пар (н. п.) в ДНК некоторых генов и геномов

Ген	Число н. п.	Геном	Число н. п.
Яичного альбумина	7564	Дрожжей пекарских	12068000
Инсулина человека	1430	Сенной палочки (бактерии)	4214810
Токсина возбудителя дизентерии	1380	Митохондрий человека	16659
Интерферона лейкоцитов человека	520	Вируса обезьян SV40	5243

Среди разнообразных конформаций ДНК различают *линейную* ДНК и *кольцевидно замкнутую* ДНК. Последняя структура характерна для бактерий и некоторых вирусов.

Специфика пространственного строения ДНК определяет её важную особенность: остатки фосфорной кислоты, несущие *отрицательный* заряд, составляют *наружную оболочку* двойной спирали. Поэтому нуклеиновые кислоты имеют большую склонность к соединению с веществами, содержащими аминогруппы (несут *положительный* заряд), с помощью нековалентных ионных связей:



Такими соединениями являются белки, богатые свободными аминогруппами, например *белки-гистоны* (раздел 2, гл. 2). Нуклеиновые кислоты образуют с ними *нуклеопротеины*, благодаря которым создаётся *третичная структура* этих молекул.

Третичная структура ДНК свойственна преимущественно эукариотическим (ядерным) организмам, у которых молекулы ДНК образуют с белками-гистонами нуклеопротеин *хроматин*.

Структурной единицей хроматина служит *нуклеосома*. Она представляет собой ядро из молекул белков-гистонов, вокруг которого навита биспиральная ДНК (рис. 36).

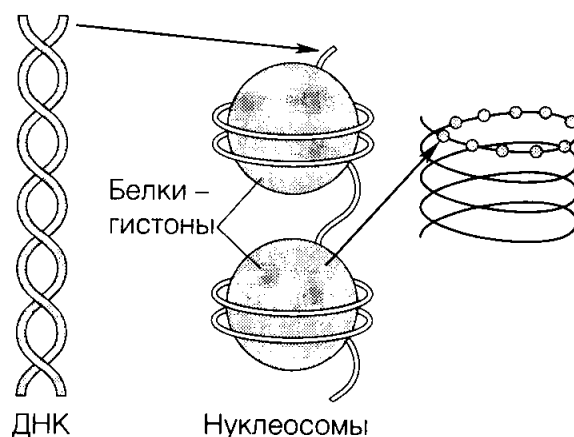


Рис. 36

Третичная структура молекулы ДНК

В свою очередь, цепочка нуклеосом также закручивается в спираль. При этом она сильно уплотняется и конденсируется в *хроматин*, составляющий основу *хроматиды* — структурной единицы *хромосомы* эукариотической клетки. Следовательно, хроматида — это интегрированная с белками-гистонами и компактно упакованная индивидуальная ДНК клетки.

Благодаря третичной структуре молекулы ДНК, структурированные в хромосомы, могут быть *строго равномерно распределены между дочерними клетками* в процессе митоза или мейоза. В результате все дочерние клетки получают равное количество наследственной информации. Следовательно, возникновение третичной структуры ДНК является необходимым условием передачи большого объёма генетической информации, свойственной эукариотической клетке (грибной, растительной или животной).

Напомним, что ДНК бактерий не формируют хромосомы, а объём их генетической информации в десятки раз меньше, чем у самых примитивных эукариотических организмов — грибов. Вместе с тем у других прокариот — архей — обнаружены белки гистоны, формирующие с ДНК нуклеопротеины.

Некоторые молекулы РНК, как и ДНК, обладают вторичной и третичной структурой. Например, в результате взаимодействия РНК с белками возникают *рибонуклеопротеины*, среди которых наиболее широко представлены *рибосомы* — органеллы клетки, на которых осуществляется синтез белка.

ФУНКЦИИ НУКЛЕИНОВЫХ КИСЛОТ

Функции ДНК. Различают следующие основные виды ДНК:

- 1) ядерные (хромосомные) ДНК;
- 2) ДНК плазмид;
- 3) ДНК хлоропластов;
- 4) ДНК митохондрий;
- 5) вирусные ДНК.

Ядерная ДНК локализована в ядре эукариотической клетки. Аналогом ядерной ДНК у бактерий служит *генофор*, или *нуклеоид*, который представляет собой кольцевидно замкнутую ДНК, не отделённую мембраной от цитоплазмы.

Молекулы ядерных ДНК содержат основной объём информации обо всех наследственных признаках организма. Их функция — хранение этой информации, регуляция её экспрессии, воспроизводство при делении клетки, рекомбинация и передача последующим поколениям организмов (раздел 4).

ДНК плазмид — это, как правило, кольцевидно замкнутые молекулы ДНК небольшого размера, находящиеся в цитоплазме. Несмотря на небольшой объём содержащейся в них наследственной информации, ДНК плазмид играют важную роль в явлениях наследственности и изменчивости организмов, прежде всего бактерий и грибов. Они контролируют их устойчивость к антибиотикам, патогенность и другие важные свойства.

Плазмидные ДНК — это относительно автономные структуры: они способны реплицироваться независимо от ядерной ДНК, а также перемещаться из одной клетки в другую в процессе их контактов. Это свойство плазмидных ДНК широко используют инженеры-генетики для переноса наследственной информации из одних клеток в другие (раздел 6).

ДНК хлоропластов находятся в пластидах растений. Они несут информацию о белках и РНК, необходимых для нормальной работы фотосинтетического аппарата растительной клетки.

ДНК митохондрий обеспечивает функционирование автономного белок-синтезирующего аппарата, которым располагают митохондрии.

Несмотря на известную автономность, деятельность ДНК хлоропластов и ДНК митохондрий строго координирована с деятельностью ядерной ДНК. Эти ДНК в совокупности образуют *единый наследственный аппарат* эукариотической клетки.

ДНК вирусов. Значительная часть вирусов бактерий (бактериофагов), животных и человека принадлежит к ДНК-содержащим вирусам. Например, возбудители *оспы человека, герпеса и гепатита В* — это ДНК-содержащие вирусы. Значительно меньше их среди вирусов растений и грибов (не более 3%).

Вирусные ДНК несут относительно небольшой объём наследственной информации (от 10 до 150 генов). Однако этой информации достаточно для обеспечения существования этих паразитов в природе: для избирательного взаимодействия с клеткой хозяина, репликации в ней, а иногда и для взаимодействия с организмом — переносчиком вируса.

Подобно плазмидным ДНК, некоторые вирусные ДНК обладают способностью перемещаться между клетками. Они также могут встраиваться (интегрироваться) в ДНК своего хозяина, обогащая его новыми признаками и свойствами (раздел 4, гл. 3). Поэтому некоторые ДНК-содержащие вирусы, подобно плазмидным ДНК,

используются в генно-инженерных разработках в качестве носителей (векторов) наследственной информации (раздел 6, гл. 1).

Функции РНК. Различают следующие основные виды РНК:

- 1) информационные РНК;
- 2) транспортные РНК;
- 3) рибосомальные РНК;
- 4) вирусные РНК.

Информационные РНК, или *мессенджер-РНК* (от *англ.* messenger — посылный, курьер), или *матричные РНК* — сокращённо иРНК или мРНК, — осуществляют передачу информации от ДНК в белок-синтезирующий аппарат клетки, то есть в рибосому. Процесс переноса (переписывания) информации с ДНК на мРНК называют *транскрипцией* (от *лат.* transcriptio — переписывание) — раздел 4, гл. 2, 3.

Информационные РНК синтезируются на матрице ядерной ДНК, их можно найти на всём пути от ДНК к рибосоме — в ядре, цитоплазме и в самих рибосомах клетки. Они также присутствуют в хлоропластах и митохондриях, где обеспечивают автономный синтез белков, необходимых для функционирования этих оргanelл клетки.

Транспортные РНК (тРНК) строго избирательно связывают и транспортируют белковые аминокислоты в рибосомы, где из них синтезируется цепочка. Поскольку тРНК переносит специфическую аминокислоту, то её называют по имени переносимой аминокислоты: *глициновая тРНК*, *аланиновая тРНК*, *сериновая тРНК* или $tRNA^{гли}$, $tRNA^{ала}$, $tRNA^{сер}$ и т. п.

Транспортные РНК синтезируются в ядре клетки на определённом участке ядерной ДНК, а затем перемещаются из ядра в цитоплазму. Здесь они встречаются с одноименными аминокислотами и транспортируют их в рибосомы.

Рибосомальные РНК (рРНК) являются неотъемлемым компонентом рибосом, они составляют 80–85% от общего количества клеточной РНК. В рибосомах они образуют нуклеопротейновый комплекс с белками и выполняют, таким образом, структурообразующую функцию. Они также оказывают регулирующее влияние на синтез полипептидных цепочек на матрице мРНК.

Рибосомальные РНК синтезируются на ядерной ДНК в области *ядрышка*. Существует несколько видов рРНК, которые различаются по молекулярной массе. Заметно различаются рибосомальные РНК эндоплазматического ретикулума, хлоропластов и митохондрий, а также рРНК эукариот и прокариот, а внутри последних — РНК бактерий и архей.

РНК вирусов. Если мРНК, тРНК и рРНК выполняют в клетках вспомогательные по отношению к ДНК функции, то вирусные РНК служат такими же полноценными носителями наследственной информации, как и вирусные ДНК (раздел 4, гл. 3).

Более 95% всех вирусов растений и вирусов грибов являются РНК-содержащими видами. Немало таких вирусов и среди возбудителей опасных болезней животных (*бешенства*, *ящура*) и человека (*гриппа*, *полиомиелита*, *гепатита А*, *СПИДа*).

Каталитическая и регуляторная функции РНК. Некоторым РНК, наряду с основными функциями, свойственны и дополнительные. В настоящее время довольно полно изучена роль РНК как *биокатализаторов* и *регуляторов активно-*

сти ДНК. Например, молекулы РНК способны активировать реакцию распада полинуклеотидной цепочки на отдельные нуклеотиды. Низкомолекулярные молекулы РНК, обладающие такой способностью, получили название *рибозимов*. Их ферментативная активность проявляется, например, при *сплайсинге* (раздел 4, гл. 1).

Другие низкомолекулярные РНК, находящиеся в ядре клетки, способны комплементарно связываться с определёнными участками молекулы ДНК. При этом они влияют на синтез соответствующих информационных РНК и, таким образом, регулируют обмен веществ в клетке на этапе транскрипции.

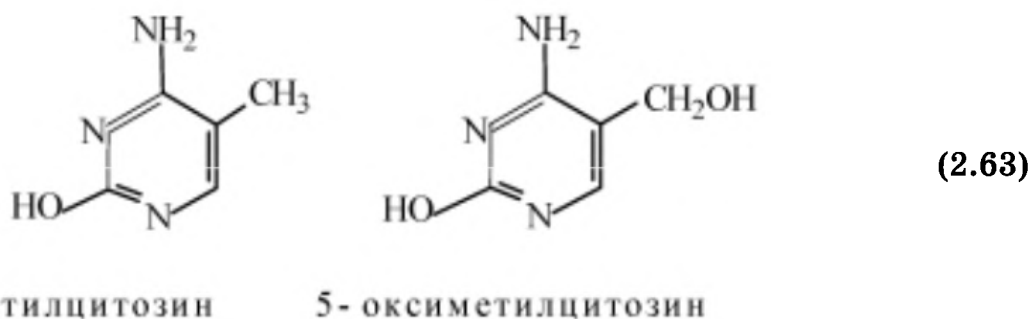
Выявление у рибонуклеиновых кислот большого числа разнообразных функций, наряду с большим структурным разнообразием этих молекул, позволило учёным выдвинуть гипотезу, согласно которой РНК сыграли ключевую роль в происхождении жизни на Земле. Вероятно, именно РНК были *первыми информационными молекулами* живых существ. Позднее возникли ДНК и произошло становление более прогрессивной системы хранения, копирования и передачи информации в биологических системах по схеме:



НУКЛЕОТИДЫ И ИХ ПРОИЗВОДНЫЕ

Итак, все нуклеиновые кислоты, эти важнейшие информационные биополимеры, состоят из нуклеотидов. Подобно тому как все выдающиеся творения композиторов созданы всего лишь из 7 нот, всё многообразие «мелодий жизни» закодировано 4 нуклеотидами в составе ДНК. Продолжая аналогию, заметим, что в музыке между большинством нот есть еще полутона, а в составе нуклеотидов ДНК, кроме хорошо известных азотистых оснований аденина, гуанина, цитозина и тимина, есть еще так называемые *минорные основания* (от лат. *minor* — меньший, младший).

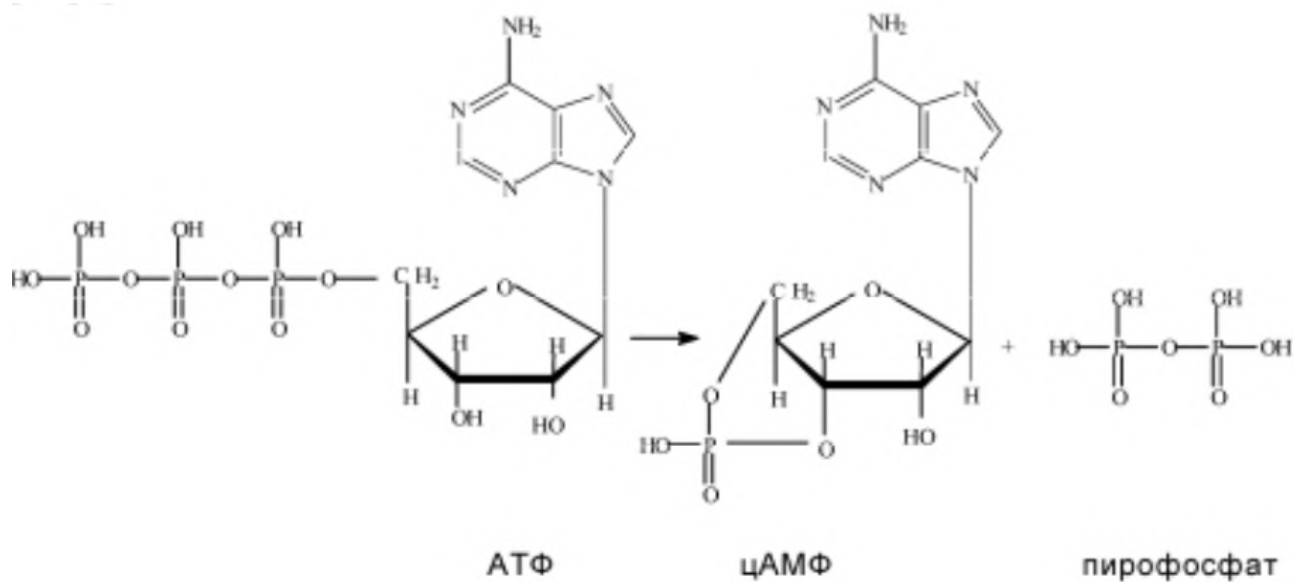
Такое название эти нуклеотиды получили потому, что присутствуют в нуклеиновых кислотах в очень небольшом количестве. Различия в химическом строении между типичными и минорными основаниями заключаются, например, в присоединении *метильных* ($-\text{CH}_3$) или *оксиметильных* ($-\text{CH}_2\text{OH}$) групп к гетероциклам азотистых оснований:



Минорные основания обнаружены не только в составе ДНК, но и в РНК, причём в последних их оказалось значительно больше (около 50 видов). С наличием минорных оснований учёные связывают способность нуклеиновых кислот взаимодействовать с различными биоорганическими молекулами, а также работу механизмов биологической памяти и старения организма.

Значение нуклеотидов не ограничивается ролью строительных кирпичиков для создания молекул ДНК и РНК. Многие нуклеотиды или их производные, находясь в свободном состоянии или в составе других сложных органических соединений (помимо ДНК и РНК), выполняют ключевую роль в обмене веществ. Рассмотрим некоторые из них.

Аденозин-5'-трифосфорная кислота. Таково полное название хорошо известного соединения — АТФ. По своей химической структуре АТФ — это *адениловая кислота* (известная как *аденозинмонофосфат* — АМФ), присоединившая дополнительно два остатка фосфорной кислоты:



(2.64)

АТФ играет важнейшую роль в процессах аккумуляции и преобразования энергии в биологических системах (см. рис. 10).

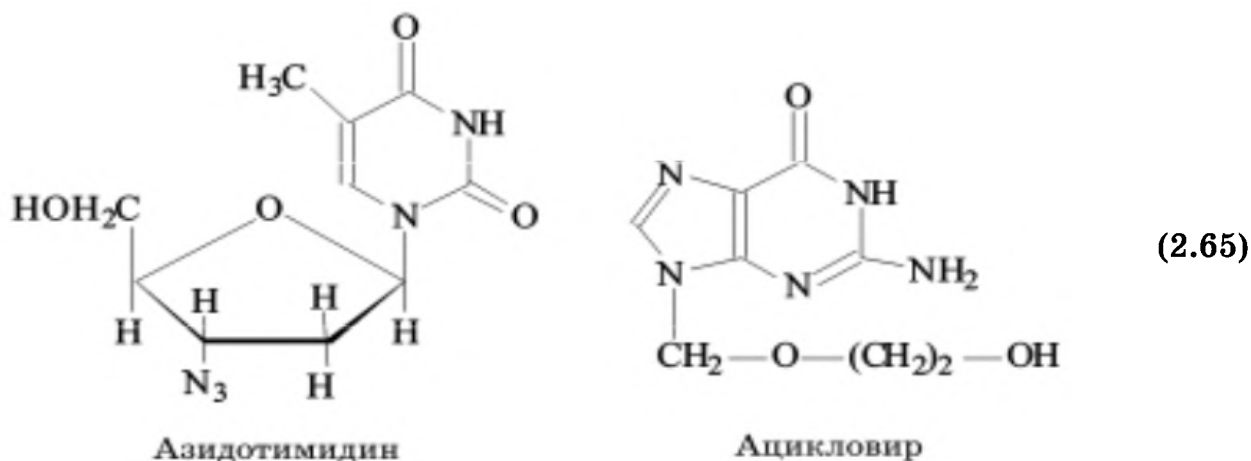
Наряду с *аденином* и все другие азотистые основания (*гуанин*, *тимин*, *цитозин* и *урацил*) постоянно присутствуют в клетке в форме соединений, аналогичных АТФ: ГТФ, ТТФ, ЦТФ и УТФ. Эти соединения получили общее название *нуклеозидтрифосфатов* (НТФ) и служат материалом для синтеза нуклеиновых кислот — ДНК и РНК (раздел 4).

Циклический АМФ. Если в молекуле АМФ фосфорнокислый радикал одновременно свяжет спиртовые группы при 3-м и 5-м атомах углерода, то получится соединение, называемое *аденозин-3',5'-монофосфатом*, или *циклическим АМФ* (цАМФ), формула (2.64). Циклический АМФ играет важную роль промежуточного звена в работе ряда гормонов человека и животных (раздел 5, гл. 3).

Другие производные нуклеотидов. Многие биоорганические соединения с высокой физиологической активностью содержат в своих молекулах производные нуклеотидов.

Например, широко известный витамин В₁₂ (*цианкобаламин*) содержит в своей молекуле две нуклеозидные группы. Важнейший окислительно-восстановительный кофермент фотосинтеза *НАДФ* включает два нуклеотидных фрагмента. Нуклеотиды обнаружены также в составе антибиотиков (*пурамицина*, *гужеротина*, *кордицепина*).

Учёные-биохимики уже давно обратили внимание на эту группу биоорганических соединений, обладающих высокой физиологической активностью. Используя «подсказки» природы, химики синтезировали, например, лекарственные препараты на основе реконструированных нуклеотидов. Примеры таких препаратов — лекарственное средство против СПИДа *азидотимидин* и другой антивирусный препарат *ацикловир* (2.65).



Тестовые задания

- Назовите компоненты нуклеиновой кислоты.
а) аминокислота; б) фосфорная кислота; в) пентоза; г) глюкоза; д) белок; е) азотистое основание; ж) фруктоза.
- Соотнесите группы азотистых оснований и их представителей.

1) пуриновые;	а) аденин;
	б) урацил;
	в) гуанин;
2) пиримидиновые;	г) цитозин;
	д) тимин.
- Какие азотистые основания характерны для ДНК (1), а какие — для РНК (2)?
а) аденин; б) урацил; в) гуанин; г) цитозин; д) тимин.
- Составьте пары комплементарных азотистых оснований.

1) аденин;	а) аденин;
2) урацил;	б) урацил;
3) гуанин;	в) гуанин;
4) цитозин;	г) цитозин;
5) тимин;	д) тимин.
- Какие химические связи обуславливают:
1) первичную; 2) вторичную; 3) третичную структуру ДНК?
а) водородные; б) ионные; в) эфирные.

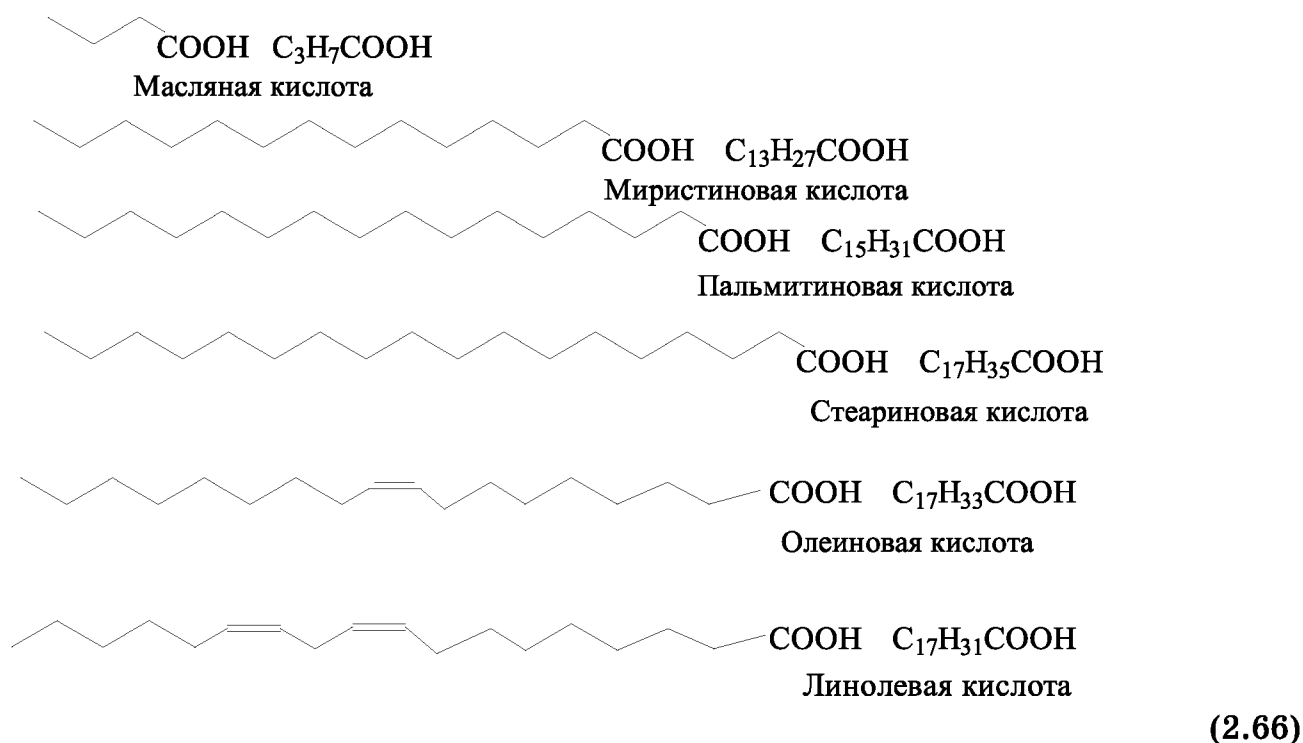
6. Соотнесите типы ДНК и организмы, для которых они характерны.
- | | |
|-------------|--------------|
| а) человек; | |
| 1) АТ-тип; | б) вирусы; |
| | в) растения; |
| 2) ГЦ-тип; | г) дрожжи; |
| | д) бактерии. |
7. Назовите органеллы клетки, в которых присутствуют молекулы ДНК.
- а) лизосомы; б) митохондрии; в) рибосомы; г) жгутики; д) хлоропласты; е) комплекс Гольджи.

ГЛАВА 4. ЛИПИДЫ

СТРОЕНИЕ И КЛАССИФИКАЦИЯ ЛИПИДОВ

Липидами называются природные биологически активные соединения, которые по своей химической структуре являются эфирами высших жирных кислот и спиртов.

Высшими называются органические кислоты, молекулы которых содержат не менее 16 атомов углерода. Ниже приведены сокращённые структурные формулы и элементарный состав некоторых жирных кислот, из которых построены молекулы липидов.



Нетрудно заметить, что эти жирные кислоты имеют неразветвлённую цепочку с *чётным* числом атомов углерода. Это обусловлено особенностями их синтеза в организме, который происходит из остатков *уксусной кислоты* (CH_3COOH), имеющей два атома углерода. В образовании липидов участвуют трёхатомный спирт *глицерин*, полициклический спирт *холестерол* (формула (2.69)) и некоторые другие соединения.

Если молекулы липидов содержат только остатки высших жирных кислот и спиртов, их относят к *простым липидам*. Простыми липидами являются *жиры*, *воски* и *стериды*. *Сложные липиды*, кроме этих компонентов, содержат в своих молекулах и другие группы (остаток *фосфорной кислоты*, *углевода* и др.). В этом случае сложные липиды называют соответственно *фосфолипидами*, *гликолипидами* и т. д.

Липиды присутствуют в клетках всех организмов — от бактерий до человека, где выполняют важные и достаточно разнообразные функции.

Общее свойство липидов, обусловленное их структурой, — это хорошая растворимость в органических растворителях и нерастворимость в воде. В молекуле липида обязательно присутствуют одна или несколько неполярных *гидрофобных* групп. неполярная природа липидов служит причиной их низкой электро- и теплопроводности. Поэтому они часто формируют оболочки, защищающие организм от электрических или термических воздействий.

Многие липиды содержат не только гидрофобные, но и *гидрофильные* группы. Одновременное присутствие в молекулах липидов таких групп определяет их участие в формировании клеточных мембран и, следовательно, в транспорте через них веществ и ионов.

ПРОСТЫЕ ЛИПИДЫ

Простые липиды представлены *жирами, восками и стероидами*. Рассмотрим особенности строения этих групп простых липидов и их функции в организме.

Жиры — это производные трёхатомного спирта глицерина и высших жирных кислот, поэтому их также называют *триглицеридами*.

Жиры составляют основную массу природных липидов. Наиболее часто в жирах присутствуют остатки *пальмитиновой, стеариновой, олеиновой кислот*, а, например, в коровьем масле — и *масляной кислоты*. Всего же в составе природных жиров обнаружено более 500 различных жирных кислот. Общая структурная формула жира приведена ниже.



$\text{R}_1, \text{R}_2, \text{R}_3$ — остатки высших жирных кислот

Если в составе жира преобладают предельные (насыщенные) жирные кислоты (*пальмитиновая, стеариновая* и др.), то жир имеет твёрдую консистенцию. Напротив, в жидких жирах преобладают непредельные (ненасыщенные) кислоты (*олеиновая, линолевая* и др.). Жидкие жиры называются *маслами*.

Показателем (константой) ненасыщенности жира служит *йодное число* — количество йода в миллиграммах, способное присоединиться к 100 г жира по месту разрыва двойных связей в молекулах непредельных кислот. Чем больше в молекуле жира двойных связей (чем выше его ненасыщенность), тем выше его йодное число.

Другой важный показатель — *число омыления* жира. При гидролизе жир распадается на глицерин и жирные кислоты. Жирные кислоты со щелочами образуют соли, называемые *мылами*, а процесс их образования получил название *омыления жиров*.

Число омыления — это количество КОН (мг), необходимое для нейтрализации кислот, образующихся при гидролизе 1 г жира. В таблице 21 приведены константы некоторых растительных и животных жиров.

Большое значение в биологических средах имеет *температура плавления* (или застывания) жира. Чем больше в составе жира непредельных кислот, тем

ниже его температура застывания. В растительных маслах высоко содержание непредельных кислот, тогда как жиры позвоночных животных обогащены предельными кислотами (табл. 22).

Таблица 21

Константы жиров животного и растительного происхождения

Жир	Йодное число	Число омыления
Сливочное масло	28–42	216–240
Свиное сало	48–64	195–203
Оливковое масло	77–95	185–196
Тресковый жир	154–170	179–190

Таблица 22

Температура плавления (застывания) жиров

Название жира	Температура, T°С
Коровье масло	19–25
Свиное сало	36–46
Куриный жир	33–40
Гусиный жир	26–34
Баранье сало	44–50
Говяжье сало	31–38
Собажье сало	37–40
Конопляное масло	–17
Льняное масло	–17
Подсолнечное масло	–21
Ореховое масло	–27
Хлопковое масло	–34

В то же время твёрдую консистенцию имеют такие растительные жиры, как *кокосовое масло* (температура плавления 20–28°С) и *масло какао-бобов* (30–34°С).

Жиры — это обязательные компоненты клеток растений, животных и микроорганизмов. Жиры растений — это в первую очередь запасные вещества; они накапливаются в большом количестве в семенах и плодах многих растений, используемых для получения растительных жиров (табл. 23). Такие растения (подсолнечник, лён, маслина и др.) называются *масличными культурами*.

Таблица 23

Среднее содержание жиров в семенах и плодах некоторых культурных растений

Культура	Содержание жира, %
Подсолнечник	30
Маслина	50
Соя	20
Арахис	50
Лен	30
Конопля	30
Хлопчатник	23
Горчица	34
Клещевина	60
Мак	45
Кукуруза	5
Пшеница, рожь, ячмень	2

Запасная функция липидов проявляется при их расщеплении ферментами *липазами*: полное окисление 1 г липидов обеспечивает высвобождение в среднем 40 кДж энергии и 1,07 г воды. Воду и энергию используют прорастающие семена растений, а также споры грибов.

У животных количество жиров в разных тканях сильно варьирует. Очень мало их в мышцах, тогда как, например, в сальнике количество жиров достигает 90% (табл. 24). В организме животных и человека жиры также являются важнейшим *энергетическим материалом* и источником *эндогенной воды* (раздел 3, гл. 1). Это очень важно, например, для животных, впадающих в спячку (медведя, сурка), для насекомых в состоянии диапаузы и т. д.

Таблица 24

Распределение жиров в организме животных (общее количество жира принято за 100%)

Ткани, органы	% жира
Подкожная клетчатка	50
Сальник	20
Почки	12
Половые железы	10
Печень	3,5
Мышцы	1,5

Подкожный жировой слой у животных северных широт защищает их от чрезмерного охлаждения. Например, у китов он достигает 50–70 см толщины. У обитателей жарких регионов жир защищает организм от перегрева. Жиры откладываются толстым слоем вокруг жизненно важных органов (почек, кишечника, сердца и т. п.), предохраняя их от механических повреждений.

Сельскохозяйственные животные обладают способностью накапливать жиры в очень больших количествах. Это используют животноводы при так называемом *жировом откорме* крупного рогатого скота, свиней, овец, птиц и других животных. Количество жиров в организме животного может достигать в этом случае 30% и более.

Невысокая плотность жиров (0,91–0,97 г/см³) обеспечивает плавучесть водных организмов. Для водоплавающих животных большое значение имеют также гидрофобные свойства жиров, выделяемых кожными железами, — они препятствуют смачиванию поверхности тела водой.

Особенностью жиров является их способность к образованию *водных эмульсий*, что важно для питания организма. Примером такой эмульсии служит *молоко* — секрет молочных желёз млекопитающих животных и человека. Молоко представляет собой тонкую эмульсию жира молока в его плазме: в 1 мм³ коровьего молока содержится до 5–6 млн молочных жировых шариков диаметром около 3 мкм.

Молочные железы (наряду с печенью, слизистой кишечника и жировой тканью) служат важным местом биосинтеза жиров. Синтетическая деятельность молочных желёз млекопитающих очень интенсивна: например, корова каждую минуту выделяет с молоком около 0,66 г жира.

Липиды молока состоят преимущественно из триглицеридов, в которых преобладают олеиновая и пальмитиновая кислоты. В них также содержатся в небольшом количестве стериды и другие липиды. Разные виды животных существенно различаются по содержанию жира в молоке.

Ненасыщенные жирные кислоты, входящие в состав жиров, играют роль важнейших биологически активных веществ (их совокупность называют *витамином F*). Среди них особенно большое значение имеют *олеиновая, линолевая, линоленовая и арахидоновая кислоты*, которые называют *незаменимыми жирными кислотами* (подобно незаменимым аминокислотам). Суточная потребность человека в этих соединениях составляет около 1000 мг и заметно превышает потребность в других витаминах (раздел 2, гл. 6).

Источником незаменимых жирных кислот служат жиры растительного и животного происхождения. В растительных маслах (особенно в подсолнечном и конопляном) содержатся линолевая и линоленовая кислоты, арахидоновой кислотой богаты куриный и гусиный жиры. Некоторые ненасыщенные жирные кислоты являются предшественниками *простагландинов* — гормональных регуляторов многих биологических процессов (раздел 2, гл. 7). В настоящее время известно около 30 природных простагландинов, а около 500 их аналогов получено синтетическим путем.

При обильном питании жирами и углеводами часть жиров откладывается в подкожной клетчатке, сальнике и рыхлой соединительной ткани, окружающей внутренние органы. Этот запасной жир расщепляется в тканях на глицерин и жирные кислоты и далее до углекислоты и воды, высвобождая большое количество энергии.

Часть жира может поступать в кровь, расщепляться ферментами *липазами* до глицерина и жирных кислот и в таком виде доставляться в печень. В печени эти соединения превращаются в гликоген. Следовательно, между обменом жиров и обменом углеводов существует тесная связь.

Количество жиров, поступающих в организм человека, должно составлять по массе около 17%, а по энергии — около 30% от общего количества пищи. Это соответствует приблизительно 100 г жиров в сутки (для взрослого человека). Чрезмерное количество жиров тормозит пищеварение, а также снижает физическую работоспособность в 2–3 раза. Избыток жиров в пище особенно вреден в пожилом возрасте, он укорачивает жизнь человека.

Регуляция обмена жиров в организме животного и человека осуществляется центральной нервной системой, гормонами и витаминами. Среди гормональных веществ, через которые центральная нервная система влияет на обмен жиров, наиболее важны *инсулин, гормоны гипофиза, надпочечников и щитовидной железы* (раздел 2, гл. 7).

Инсулин активизирует синтез жирных кислот, регулируя способность печени превращать глюкозу в жирные кислоты. Усиливают отложение жиров в организме *кортикостероидные гормоны* коры надпочечников. Таким же действием обладает *адренокортикотропный гормон (АКТГ)* гипофиза.

Воски — это эфиры, образованные высшими жирными кислотами и высшими одноатомными спиртами. Натуральные воски, кроме названных сложных эфиров, содержат небольшое количество свободных высших спиртов и высших кислот, углеводов, красящих и душистых веществ. Из числа высших спиртов в состав воска наиболее часто входят *монтановый* $[\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{26}-\text{CH}_2\text{OH}]$ и *мирициловый* $[\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{28}-\text{CH}_2\text{OH}]$ спирты.

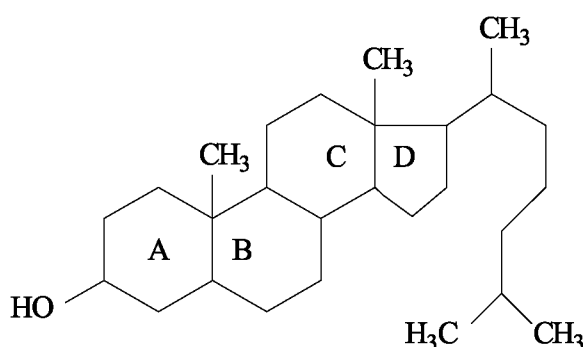
Воски синтезируются в растениях и животных. Они представляют собой твёрдые вещества с температурой плавления от 30 до 90°C. Воски выполняют в основном защитные функции.

Воски покрывают тонким слоем листья, стволы и плоды растений. Восковой налет на плодах винограда, на яблоках, грушах и сливах предохраняет их от смазывания водой, высыхания и поражения микроорганизмами. Удаление воскового слоя с поверхности плодов приводит к быстрому загниванию.

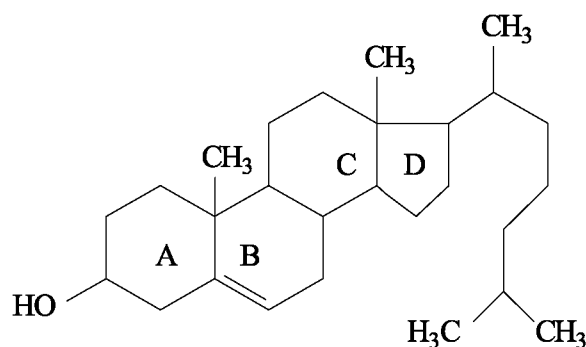
Среди животных восков наибольшее значение имеют *пчелиный воск*, а также *ланолин*, содержащийся, например, в овечьей шерсти, и *спермацет* из черепных полостей *китов, дельфинов, кашалотов*. Пчелиный воск выполняет структурную и защитную функции в жизни пчёл, а ланолин и спермацет предохраняют кожу и её производные от действия воды. В целом воски более устойчивы к действию химических и физических факторов среды, чем жиры; известны случаи, когда пчелиный воск сохранялся в течение многих сотен лет.

Спермацет и воск применяют в фармацевтическом производстве и для приготовления технических смазочных средств. Ланолин используют как основу для мазей и кремов в парфюмерии и фармацевтической промышленности.

Стеридами называются липиды, образованные при участии одноатомных полициклических спиртов *стеролов*.



(2.68)



(2.69)

Стеро́лы построены довольно сложно, в основе их строения лежит спирт *холестанол* (2.68). Стерины и стеролы содержатся в организме животных и человека, а также в растительных и грибных клетках, причём преобладают обычно свободные стеролы.

Наиболее важным стеролом животных и человека является *холестерол* ($C_{27}H_{45}OH$), находящийся в тканях и жидкостях организма (2.69). *Ситостерол* и *стигмостерол* типичны для высших растений, а *фукостерол* найден у бурых водорослей. *Эргостерол* обнаружен в дрожжах, в мицелиальных грибах, в пшеничном зерне; при его облучении ультрафиолетовыми лучами образуются витамины группы D.

В организме растений, животных и в клетках микроорганизмов эти спирты окисляются и дают начало большой группе производных, носящих общее название *стероидов*. К ним принадлежат, например, *гормоны стероидной природы* (раздел 2, гл. 7), а также *желчные (холевые) кислоты* — важнейшие ингредиенты желчи, обеспечивающие всасывание жирных кислот в кишечнике человека и

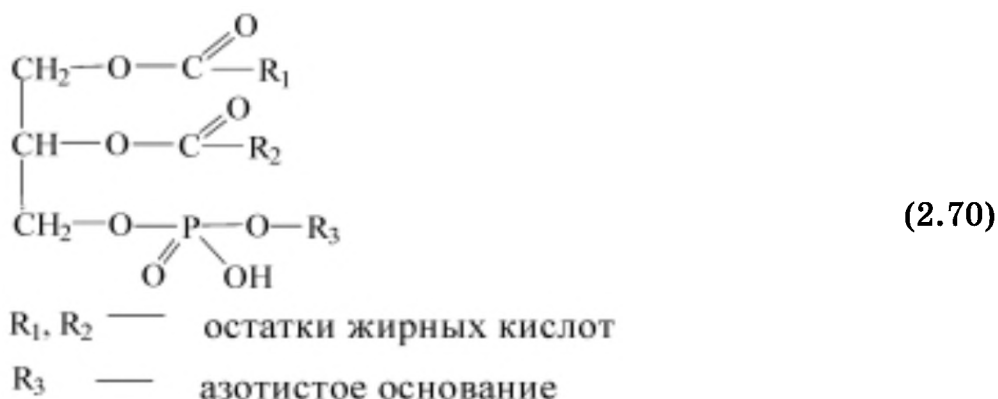
животных. В растениях найдены *стероидные алкалоиды* и *гликозиды* (раздел 2, гл. 8).

Стериды полностью и в больших количествах синтезируются в организме животного и человека. Они входят в состав клеточных мембран, где образуют комплексы с белками — *липопротеины*. Увеличение содержания этих липидов ведёт к повышению вязкости мембран и уменьшает их проницаемость для ионов и соединений. Большое количество стеридов находится в нервной ткани человека и животных.

СЛОЖНЫЕ ЛИПИДЫ

Сложными называются липиды, которые наряду с жирными кислотами и спиртами содержат другие химические группировки (остатки *фосфорной кислоты, аминокислот, углеводов, азотистых оснований* и т. д.).

Одна из широко представленных групп сложных липидов — это *фосфатиды*. Они являются производными триглицеридов и содержат остаток фосфорной кислоты и азотистое основание:



Они содержатся во всех растительных и животных клетках, а также в микро-организмах. Много фосфатидов найдено в нервной ткани и головном мозге животных, в желтке яиц птиц, в икре рыб. Ими богаты печень, сердечная мышца, эритроциты, а недостаток фосфатидов в организме порождает малокровие, заболевания нервной системы и другие болезни. Фосфатиды всегда содержатся в хлоропластах растительных клеток; на их долю приходится около 50% всех липидов, обнаруженных в листьях растений.

Фосфатиды обладают полярностью: остаток *фосфорной кислоты* и *азотистое основание* — это *гидрофильная* часть молекулы («головка»), а остатки *жирных кислот* («хвосты» молекулы) обладают ярко выраженными *гидрофобными* свойствами. Поэтому на границе раздела двух фаз их молекулы ориентируются определенным образом, формируя бимолекулярный слой липидов, который определяет структуру клеточных мембран (рис. 37).

Следовательно, фосфатиды, наряду со стероидами, обеспечивают избирательный транспорт через мембраны химических соединений и ионов, в частности возникновение мембранного электрического потенциала клетки (раздел 5, гл. 3).

Значительная часть липидов образует комплексы с белками — *липопротеины*, а в состав других сложных липидов входят *углеводы* (сахароза, глюкоза, галактоза или рибоза). В последнем случае образуются соединения, называемые *глико-*

липидами; вместе с другими сложными липидами они участвуют в построении биологических мембран.

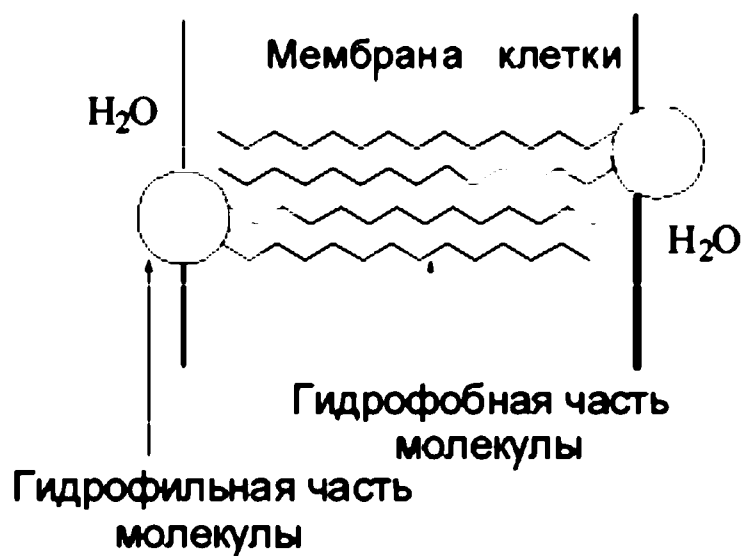


Рис. 37

Ориентация молекул фосфолипидов, образующих структуру клеточных мембран

ГЛАВА 5. ФЕРМЕНТЫ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФЕРМЕНТОВ

Рассматривая значение *белков* в жизненных процессах, мы отмечали их каталитическую функцию.

Белки, способные ускорять протекание химических реакций, называются *ферментами*.

Это название связано с тем, что впервые ферменты были выделены из бродильной жидкости и их деятельность вначале связывали с брожением (от *лат. fermento* — вызывать брожение). По современным представлениям, без участия этих биологических катализаторов в организме не происходит ни одно химическое превращение.

Все ферменты по своему строению можно объединить в две группы:

- 1) простые белки;
- 2) сложные белки.

Первую группу представляют белковые молекулы, не связанные с другими соединениями. Примерами таких «чисто» белковых ферментов служат *пепсин*, входящий в состав желудочного сока человека и животных, а также фермент *уреаза*, расщепляющий мочевину на углекислый газ и аммиак.

Вторую группу составляют белки, химически связанные с *небелковой* частью фермента. Эту небелковую часть называют *простетической группой*, или *коферментом*, а сам белок — *апоферментом*. «Партнёрами» белка по ферменту могут служить *сахара, нуклеотиды, витамины* и другие соединения.

Ферменты обладают уникальной способностью распознавать и связывать строго определенный *субстрат*, которым называют то химическое соединение, превращение которого ускоряют ферменты. В этом проявляется *специфичность* деятельности ферментов.

Другое характерное свойство ферментов — их сильная зависимость от *кислотности* среды. Для каждого фермента существует оптимальное значение pH среды; большинство из них действуют в нейтральной среде (pH около 7), но есть и исключения из этого правила (табл. 25).

Таблица 25

Оптимальные значения pH для активности ферментов

Фермент	Оптимум pH
Пепсин желудочного сока	1,5–2,5
Амилаза ячменного солода	5,2
Амилаза слюны	6,8–7,0
Уреаза сои	7,2–8,0
Липаза сыворотки крови	8,0
Фосфатаза плазмы крови (щелочная)	9,0–10,0

Зависимость каталитической активности от *температуры* — ещё одно примечательное свойство ферментов. Температурный оптимум большинства ферментов лежит в интервале от 40 до 50°C. Однако среди них есть и «теплолюбивые»

катализаторы (70–80°C), и ферменты, явно предпочитающие низкую температуру (5–7°C).

Первые обнаружены, например, у *термофильных бактерий*, обитающих в горячих водных источниках при температуре около 100°C. С другой стороны, широко распространённый в биологических системах фермент *каталаза* (уравнение реакции (1.9)) наиболее активен в интервале от 0 до 10°C.

Прибегая к известному упрощению, можно выделить следующие этапы работы фермента (рис. 38).

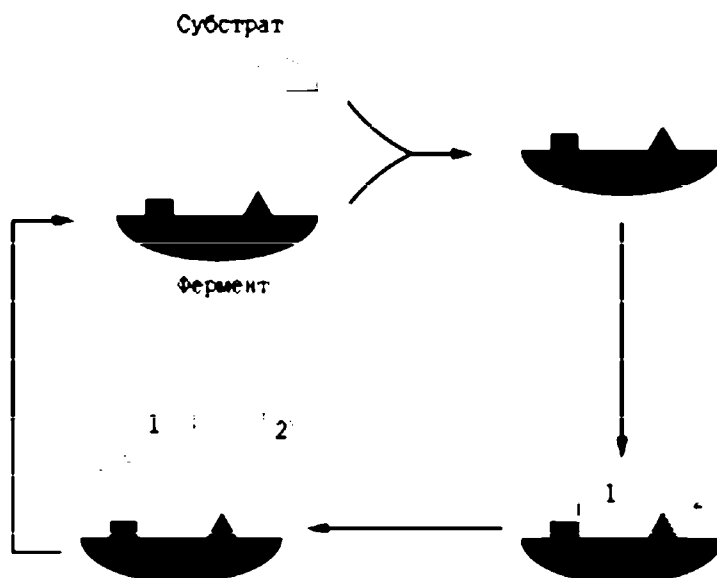


Рис. 38

Схема функционирования фермента:
1 и 2 — продукты реакции, ускоряемые ферментом.

1. Фермент распознает специфический субстрат и вступает с ним в связь. Эта связь может быть *ковалентной*, *ионной*, *водородной* или *гидрофобной*.

2. Фермент так изменяет структуру субстрата, что тот становится доступным для соответствующей химической реакции.

3. Протекает химическая реакция, и образуются её продукты.

4. Фермент освобождается от продуктов реакции и вновь вступает в связь с субстратом.

Каталитическая активность белков-ферментов в первую очередь обусловлена конформацией белковой молекулы, которая закономерно изменяется на различных этапах их работы. Кроме того, на деятельность ферментов большое влияние оказывают различные химические соединения.

Одни соединения повышают активность ферментов, их называют *активаторами*. Нередко в роли активаторов выступают ионы металлов. Другие химические соединения, которые тормозят действие ферментов, называются *ингибиторами*; ими могут быть как органические соединения, так и неорганические, например соли тяжёлых металлы (ртути, свинца и др.).

НОМЕНКЛАТУРА И КЛАССИФИКАЦИЯ ФЕРМЕНТОВ

В настоящее время сосуществуют две системы наименований ферментов. Одна из них использует традиционные названия, образованные от исторического названия субстрата, с которым соединяется фермент, и окончания *-аза*.

Например, *амилаза* (от *греч.* амилон — крахмал), *липаза* (от *греч.* липос — жир), *уреаза* (от *греч.* урон — моча) и т. д. Такие наименования ферментов называют *тривиальными* (от *лат.* *trivialis* — обыкновенный).

Другая система построена на строго научных принципах. Она отражает научное название *субстрата* и *химическую реакцию*, которую ускоряет данный фермент.

Названия ферментов по научной номенклатуре отличаются точностью, но становятся порой очень сложными, громоздкими по сравнению с тривиальными наименованиями. Так, уже упомянутый фермент *уреазу* по научной номенклатуре следует называть *карбамидамидогидролазой*.

Согласно современной номенклатуре, каждому ферменту присвоен *индивидуальный номер*, указывающий его место в общем списке ферментов. Этот список сегодня насчитывает более 3 тыс. наименований. Все ферменты объединены в следующие 6 классов на основании типа реакции, которую они ускоряют.

1. *Оксидоредуктазы* — ускоряют реакции окисления-восстановления.

2. *Трансферазы* — ускоряют реакции переноса групп атомов с одной молекулы на другую.

3. *Гидролазы* — ускоряют реакции гидролитического (с участием воды) расщепления молекул.

4. *Лиазы* — ускоряют реакции негидролитического (без участия воды) расщепления молекул.

5. *Изомеразы* — ускоряют структурные перестройки в пределах одной молекулы.

6. *Лигаза*, или *синтетаза*, — ускоряют реакции синтеза соединений.

Рассмотрим особенности действия некоторых представителей этих классов.

1. **Оксидоредуктазы.** Эти ферменты (их известно около 500) катализируют реакции окисления (отнятия атомов водорода от субстрата) и восстановления (присоединения атомов водорода к акцептору):



где *A* — окисляемое соединение (восстановитель); *B* — восстанавливаемое соединение (окислитель).

Если в этих реакциях окислителем выступает O_2 , то соответствующие ферменты называют *аэробными дегидрогеназами*, или *оксидазами*. К группе оксидаз принадлежит *цитохромоксидаза*, содержащая атомы Fe и Cu. Этот фермент обеспечивает транспорт электронов в митохондриях клетки в процессе дыхания (раздел 1, гл. 3).

Если атомы водорода переносятся без участия кислорода, то ферменты, активирующие этот процесс, называют *анаэробными дегидрогеназами*, или *редуктазами*. К ним принадлежат названные выше кофермент НАДФ, играющий важную роль в фотосинтезе (раздел 2, гл. 1); *алкогольдегидрогеназа* дрожжей, возбуждающая спиртовое брожение (там же); *лактатдегидрогеназа*, ускоряющая восстановление пировиноградной кислоты до молочной кислоты (уравнение реакции (2.49)).

Класс оксидоредуктаз включает и другие названные выше ферменты — *нитратредуктазу* (уравнение реакции (1.30)), *полифенолоксидазу*, *пероксидазу* (уравнение (1.10)).

2. Трансферазы. Этот обширный класс (более 500 ферментов) включает биокатализаторы, ускоряющие перенос отдельных групп атомов с одной молекулы на другую.

Среди этих ферментов выделяют группу *фосфотрансфераз*. Они ускоряют реакцию переноса остатка фосфорной кислоты, например, в процессе *фосфорилирования* сахаров (уравнение реакции (2.38)).

3. Гидролазы. Эти ферменты (их насчитывают около 500) ускоряют реакцию распада (или синтеза) соединений с участием воды по уравнению (2.72).



Названия ферментов этого класса указывают на субстрат реакции. Например, *липазы* ускоряют гидролиз сложноэфирных связей в молекулах липидов. *Фосфатазы* катализируют гидролиз фосфорных эфиров, *амилазы*, *целлюлазы*, *инулазы*, *хитиназы*, *пектиназы*, *сахаразы* ускоряют гидролиз соответствующих углеводов (раздел 1, гл. 3), а *уреазы* обеспечивают распад мочевины до конечных продуктов — NH_3 и CO_2 (уравнение реакции (5.6)).

4. Лиазы, подобно гидролазам, ускоряют распад органических соединений, но без участия воды. Эти ферменты вызывают распад связей C—C, C—N, C—O и др. Один из этих ферментов — *альдолаза*, ускоряющий ключевую реакцию дихотомического распада *фруктозо-1,6-дифосфата* до двух фосфотриоз — *ФГА* и *ФДА* (уравнение реакции (2.44)).

5. Изомеразы катализируют перестройки внутри органических молекул, что приводит к появлению изомеров. В главе «Углеводы» назван один из таких ферментов — *триозофосфатизомераза*, который обеспечивает динамическое равновесие между двумя изомерами фосфотриоз — *ФГА* и *ФДА* (уравнение реакции (2.45)).

Важную роль ферменты изомеразы играют и в превращениях стереоизомеров моносахаридов (раздел 2, гл. 1). Например, они обеспечивают их переходы из α -формы в β -форму и обратно (формулы (2.13)); такие ферменты называют *стереоизомеразами*.

6. Лигаза (синтетаза) ускоряют синтез биоорганических соединений, то есть соединение двух молекул в одну. Этот процесс требует затрат энергии, поэтому он сопряжён с распадом АТФ или иного макроэргического соединения, которое служит источником энергии.

К классу лигаз принадлежат *карбоксилазы* — ферменты, которые обеспечивают присоединение CO_2 , то есть удлинение углеродной цепочки. Один из таких ферментов — *рибулозофосфаткарбоксилаза* — участвует в автотрофной ассимиляции растениями CO_2 в процессе фотосинтеза (уравнение реакции (2.9)).

Другую группу лигаз представляют *ДНК-лигазы*. Они обеспечивают соединение между собой фрагментов ДНК, то есть восстановление фосфодиэфирных связей между соседними нуклеотидами (раздел 2, гл. 3; раздел 4, гл. 1; раздел 6, гл. 1).

ПОЛУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ФЕРМЕНТОВ

В глубокой древности человек использовал некоторые ферментативные процессы, не понимая их сущности. Давно было известно, как готовить хлеб, вино и

сыр, как обрабатывать кожу и получать льняное волокно. В основе получения этих и многих других продуктов лежат ферментативные реакции.

Раскрытие сущности ферментативных процессов на рубеже XIX–XX вв. вызвало бурное развитие исследований, целью которых было — поставить природные катализаторы на службу человеку. Упорные поиски источников ферментов привели учёных к микроорганизмам.

Ферментативный аппарат грибов и бактерий отличается исключительным разнообразием. В клетках микроорганизмов найдено около 1500 индивидуальных ферментов, причём в каждой микробной клетке содержится приблизительно 100 тыс. молекул биокатализаторов. Лёгкость культивирования этих организмов сделала их незаменимыми участниками биотехнологических процессов, среди которых видное место занимает получение в промышленном масштабе большинства ферментов. Ферменты прочно заняли видное место в жизни человека. Они находят широкое использование в медицине и ветеринарии, в молочной, хлебопекарной, спиртовой промышленности и в пивоварении, в кожевенном и меховом производстве, в бытовой химии и в других областях.

Ферменты могут ускорять химические реакции не только в клетках организма, но и вне клеток — *in vitro* («в пробирке»). Эту особенность биологических катализаторов учёные используют для получения *иммобилизованных препаратов*, то есть ферментов, закреплённых на каком-либо инертном волокнистом или гелевом материале, в микрокапсулах и т. д. Иммобилизация ферментов позволяет существенно повысить эффективность использования этих ценных органических соединений в биотехнологических процессах.

Ферменты стали незаменимым инструментом инженеров-генетиков: с их помощью удаётся расщеплять и синтезировать искусственные ДНК и РНК, объединять фрагменты нуклеиновых кислот, выделенные из разных организмов, подчас очень далёких по происхождению. В результате появляются *гибридные (рекомбинантные) молекулы нуклеиновых кислот*, на основе которых создаются генетически изменённые (*трансгенные*) формы растений, животных и микроорганизмов (раздел 6, гл. 1).

РОЛЬ ФЕРМЕНТОВ В МЕЖВИДОВЫХ ОТНОШЕНИЯХ

Некоторые ферменты не только ускоряют биохимические превращения внутри организма, но и выступают важным фактором межвидовых отношений. Ферменты могут служить орудием как агрессии, так и защиты от чужеродных организмов и (или) их метаболитов, выделяемых организмом во внешнюю среду. В последнем случае они становятся фактором активного иммунитета, обеспечивающим выживание вида во враждебной среде.

Грибы и растения. Среди микроорганизмов — возбудителей болезней растений, животных и человека выделяются грибы, обладающие наиболее разнообразным и мощным ферментативным аппаратом. Грибам доступны практически все природные полисахариды, которые они расщепляют до моно- и дисахаридов с помощью богатого набора ферментов. Грибные *амилазы* гидролизуют крахмал и гликоген, *целлюлазы* — клетчатку, *пектиназы* — пектиновые вещества, *хитиназа* — хитин и т. д.

Грибы, развивающиеся на древесных растениях и кустарниках, способны разлагать *лигнин* — сложное органическое вещество полифенольной природы,

накапливающееся в большом количестве в древесине и практически недоступное прочим микроорганизмам. При распаде лигнина образуются соединения фенольного типа — *ванилин* (формула (2.109)), сиреневый альдегид и другие соединения, усваиваемые грибами.

Среди таких грибов, паразитирующих на растениях, — эндотия (*Endothia parasitica*). Паразит поселяется на коре каштана, в которой обнаружено более 15 полифенольных соединений (рис. 39), и посредством фермента *полифенолоксидазы* расщепляет эти соединения до легкоусвояемых веществ. Проникновение этого паразитического гриба в Северную Америку из Азии в начале XX в. поставило на грань уничтожения ценный местный вид — каштан американский.

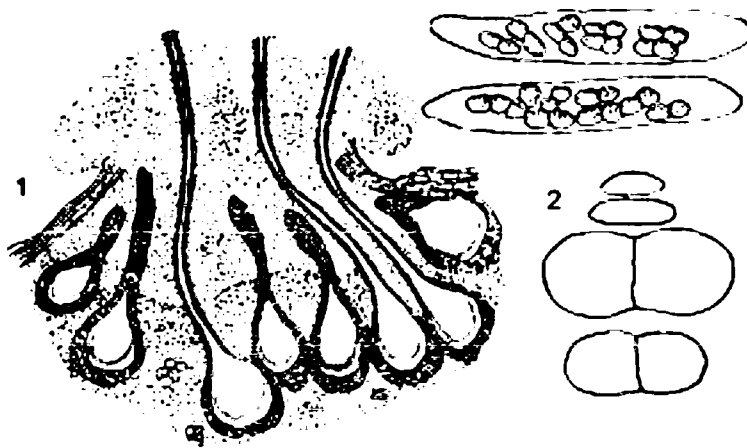


Рис. 39

Гриб эндотия (*Endothia parasitica*, син. *Cryphonectria parasitica*) — возбудитель рака каштана:
1 — плодовые тела в стромах; 2 — сумки и сумкоспоры.

Благодаря ферментам, ускоряющим распад фенольных соединений, вредоносный разрушитель деревянных конструкций — домовый гриб (*Serpula lacrymans*) — способен развиваться на питательной среде с фенолкарбоновыми кислотами в качестве единственного источника углерода.

Богатый комплекс грибных ферментов, с одной стороны, является причиной серьезных потерь урожая культурных растений, повреждений промышленных материалов (растительного волокна, бумаги, древесины и пр.), а с другой — находит широкое применение в биотехнологии (раздел 6, гл. 1).

Грибы с помощью ферментов *липаз* расщепляют липиды растений и животных. Липазами особенно богаты грибы, паразитирующие на масличных растениях (подсолнечнике, льне, рапсе, горчице и др.), а также виды, атакующие насекомых, жировое тело которых становится питательным субстратом для таких грибов (рис. 40, 41). Ряд грибов-зоофагов используют для борьбы с насекомыми — вредителями культурных растений, например с саранчовыми (рис. 42).

Другая группа грибов — это дерматофиты, синтезирующие ферменты *кератиназу* и *пептидазы*, благодаря чему они разрушают кератин волос, ногтей, копыт, перьев и др. Поселяясь на животных, эти грибы противостоят антимикробным выделениям кожи хозяина и сами продуцируют антибиотики, подавляющие развитие сопутствующей микробиоты. Например, антибиотик *пенициллин* (раздел 2, гл. 7, формула (2.87)) синтезируют грибы трихофитоны (*Trichophyton*) — представители самого распространенного рода дерматофитных паразитов животных. Они паразитируют на кошках, собаках, коровах, овцах и других домашних

животных, а также на многих представителях дикой фауны (на грызунах, летучих мышах, птицах и др.), вызывая паршу, стригущий лишай и др. Эти же грибы могут вызывать у человека вялотекущие заболевания кожи и ее производных (волос, ногтей) — дерматомикозы.



Рис. 40

Гриб сороспорелла (*Sorosporella* sp., син. *Syngliocladium*) — паразит насекомых:
1 — зараженная гусеница со спорами (2); 3 — развитие паразита в чистой культуре; 4 — срез через тело зараженной гусеницы.

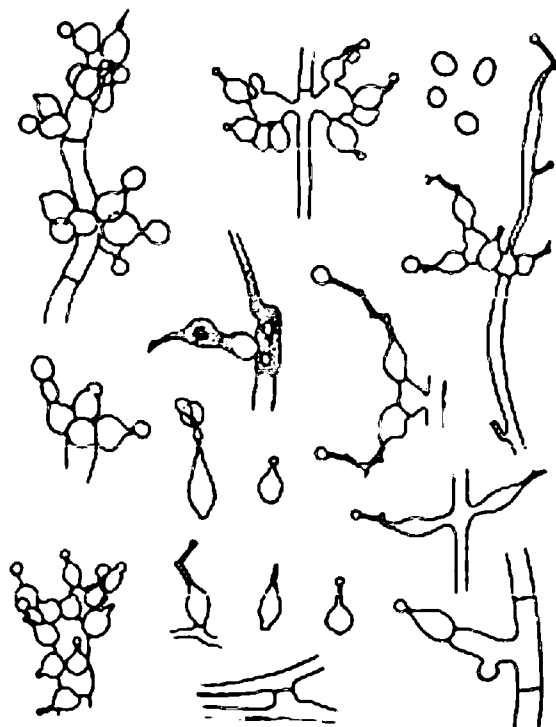


Рис. 41

Спороношение гриба боверии (*Beauveria bassiana*) — паразита насекомых, продуцента препарата боверина

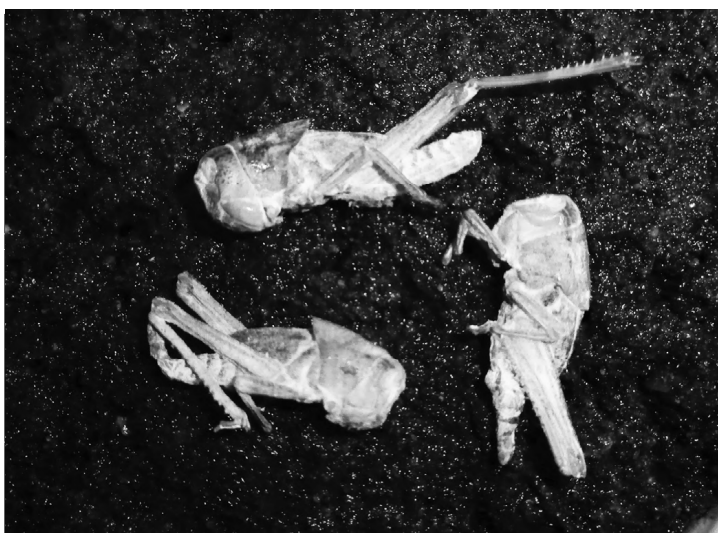


Рис. 42

*Личинки перелетной саранчи, зараженные грибом боверии (*Beauveria bassiana*)*

Ферменты растений *хитиназы* и *хитозаназы* выступают фактором активного фитоиммунитета к паразитическим грибам и нематодам. Эти гидролитические ферменты, обнаруженные у растений, ускоряют распад полисахаридов хитина и хитозана (формулы (2.23)), которые синтезируются в организмах грибов, нематод и членистоногих (насекомых, клещей, пауков и др.). Как оказалось, активность этих ферментов напрямую влияет на уровень устойчивости растений к паразитическим организмам, а сами полисахариды — хитин и хитозан — служат сигнальными молекулами, которые запускают в растениях синтез расщепляющих их ферментов, то есть выполняют роль иммуномодуляторов.

Защитное действие хитозана проявляется в его проникновении в ядро растительной клетки, образовании комплекса с ДНК и влиянии на активность генов, ответственных за реакции устойчивости к фитофагам. На основе хитозана, получаемого из панцирей промысловых ракообразных, в настоящее время созданы эффективные отечественные препараты для защиты культурных растений («Агрохит», «Фитохит», «Нарцисс»), в состав которых наряду с хитозаном входят янтарная и глутаминовые кислоты, усиливающие действие этого иммуномодулятора.

Другая группа ферментов растений, которая также служит важным фактором иммунитета к паразитарным болезням, — это *полифенолоксидазы*. Одной из функций этих ферментов является ускорение синтеза в растении антибиотических веществ фенольной природы, которые, подобно ферменту хитиназе, служат фактором активного иммунитета, в частности, растений картофеля к опасному паразиту — грибу фитофторе (рис. 43). Полифенолоксидаза — это Cu-содержащий белок, поэтому важным условием устойчивости картофеля к фитофторозу является доступность микроэлемента меди.

Бактерии — паразиты животных и человека — также обладают мощным ферментативным аппаратом, служащим орудием агрессии и защиты. Так, *протеазы* бактерий разрушают иммуноглобулины, *коагулаза* свертывает плазму крови, *фибринолизин* растворяет сгустки фибрина и т. д. Возбудитель дизентерии шигелла, проникнув в желудочно-кишечный тракт человека, так воздействует своими ферментами *протеазами* на эпителиальные клетки толстой кишки, что приводит к их деградации, разрушению и отторжению эпителия.

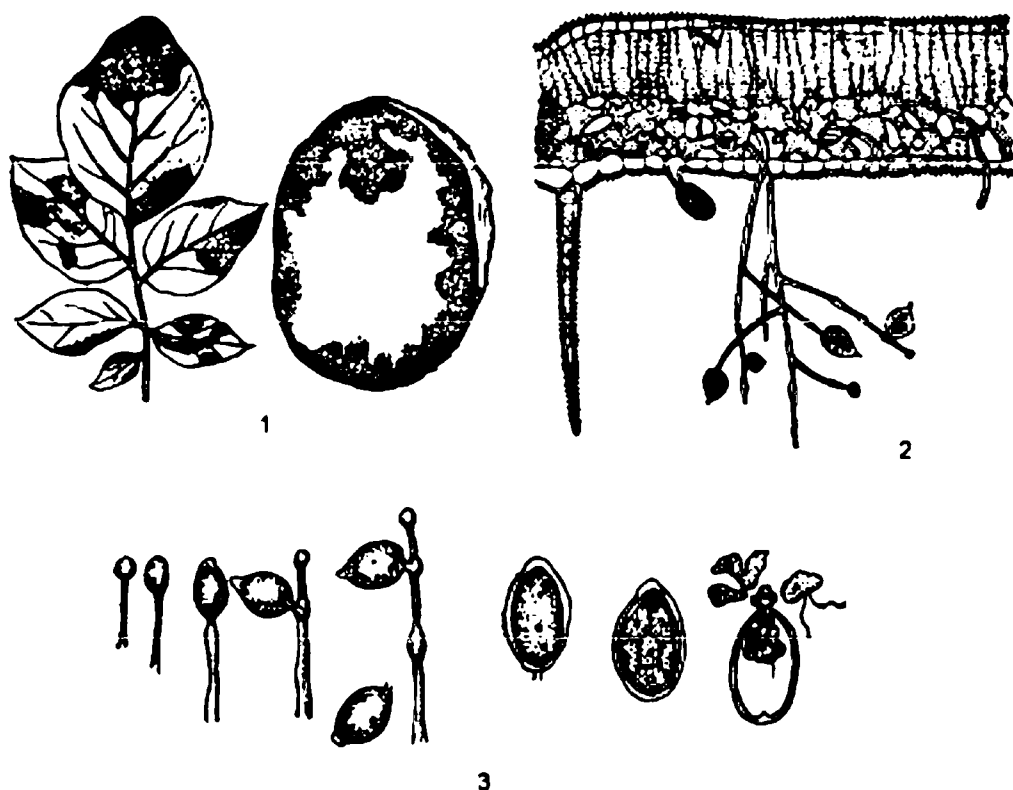


Рис. 43

Фитофтороз картофеля:

1 — пораженный лист и клубень; 2 — спорангиеносец гриба *Phytophthora infestans*, выходящий через устьице листа; 3 — формирование зооспорангиев и зооспор.

Большую роль играют ферменты в патогенезе стафилококковых инфекций. Так, *каталаза* защищает клетки стафилококков от фагоцитов, а фермент *коагулаза* способствует свертыванию плазмы путем образования тромбоподобного вещества. *Гиалуронидаза* расщепляет гиалуроновую кислоту (формула (2.24)) соединительной ткани и способствует распространению инфекции.

В составе названного выше дифтерийного токсина также присутствует этот фермент, который разрушает гиалуроновую кислоту капилляров, повышая таким образом их проницаемость, и ведет к вымыванию жидкой части крови за пределы сосудов.

Важную роль в жизни бактерий играет фермент *пенициллаза* (β -лактамаза). Благодаря этому ферменту бактерии приобретают устойчивость к антибиотикам пенициллинового ряда. Этот фермент специалисты в области медицинской биохимии используют для создания новых эффективных антибактериальных препаратов.

Среди бактерий встречаются виды, питающиеся грибными тканями, что обусловлено присутствием в бактериальных клетках ферментов из групп хитиназ, целлюлаз, пектиназ, расщепляющих полисахариды грибных клеток. Микроорганизмы, вызывающие лизис грибных клеток, называли миколитическими.

Представитель таких видов — паразитирующая на культивируемом шампиньоне бактерия псевдомонада (*Pseudomonas tolaasii*). Поселяясь на плодовых телах шампиньона, бактерия поражает их бурой гнилью. Другие разновидности миколитических бактерий, принадлежащие к виду сенная палочка (*Bacillus subtilis*), нашли широкое применение в биотехнологии как продуценты препаратов для защиты растений от грибной инфекции (раздел 6, гл. 2).

ГЛАВА 6. ВИТАМИНЫ

ИСТОРИЯ ОТКРЫТИЯ И ИЗУЧЕНИЯ ВИТАМИНОВ

К концу XIX в. учёные-физиологи пришли к выводу о том, что для обеспечения пищевых потребностей человека и животных необходимы четыре группы веществ: *белки, жиры, углеводы и минеральные соединения*. Эти представления оставались общепринятыми до начала XX столетия.

Первое сомнение в незыблемости этих представлений высказал французский химик Жан Батист Дюма, который в 1871 г. сообщил о результатах своих опытов по замене натурального молока искусственным. Оказалось, что у грудных детей, которые вместо натурального молока получали искусственную смесь из сахара, белка и жира, наблюдались нарушения нормального развития. Дюма высказал предположение, что для полноценного питания необходимы ещё какие-то вещества, не известные науке.

Через 9 лет после исследований Дюма русский врач-педиатр Николай Иванович Лунин провел опыты по кормлению мышей натуральным и искусственным молоком. Животные, получавшие натуральное молоко, развивались нормально и прибавляли в весе. Мыши, получавшие искусственную смесь, прожили 4 недели, после чего погибли. Лунин пришел к выводу, что в натуральном молоке содержатся какие-то важные питательные вещества, которые отсутствуют в искусственной смеси.



Николай Иванович Лунин (1854–1937)

Последующие исследования подтвердили выводы Лунина. В 1912 г. польский ученый К. Функ дал этим веществам название *витамины*, то есть «амины жизни», поскольку один из обнаруженных витаминов содержал аминокгруппу. Этот термин стали применять ко всем витаминам, хотя многие из них не содержат не только аминокгрупп, но и вообще азота.

В настоящее время известно около 30 витаминов, изучены их строение и физиологическое действие. Методом химического синтеза получено большинство витаминов, которые по химическому строению представляют собой сборную группу органических соединений.

Витамины — это органические соединения разнообразного строения, которые абсолютно необходимы для нормальной жизнедеятельности организма наряду с белками, жирами, углеводами и минеральными веществами.

Изучение витаминов привело учёных и к другому важному выводу: многие витамины являются составными частями ферментов и необходимы для их функционирования (табл. 26).

Таблица 26

Витамины, входящие в состав ферментов

Витамины	Ферменты или коферменты, содержащие этот витамин	Реакции, ускоряемые ферментами
B ₁ (тиамин)	Дегидрогеназы	Обмен углеводов
B ₂ (рибофлавин)	Оксидазы и редуктазы	Внутриклеточное окисление
B ₃ (пантотеновая кислота)	Кофермент А	Обмен жиров, углеводов и белков
B ₆ (пиридоксин)	Аминотрансферазы, карбоксилазы	Синтез и обмен аминокислот
B ₁₂ (цианокобаламин)	Кобаламид-кофермент	Синтез и обмен аминокислот
B _c (фолиевая кислота)	Трансферазы	Синтез аминокислот
РР (никотиновая кислота)	Анаэробные дегидрогеназы	Внутриклеточное окисление
H (биотин)	Карбоксилазы	Обмен жиров и белков

ФУНКЦИИ ВИТАМИНОВ И ИХ ПОЛУЧЕНИЕ

По физиологическому действию витаминов на организм человека и животных их объединяют в группы (табл. 27). В настоящее время разработаны нормы потребления важнейших витаминов домашними животными и человеком (табл. 28).

Таблица 27

Основные физиологические группы витаминов

Группа витаминов (по лечебно-профилактическому эффекту)	Краткая физиологическая характеристика группы	Названия важнейших витаминов — представителей группы
Регулирующие обменные процессы	Регулируют обмен веществ и состояние нервной системы	B ₁ , B ₂ , РР, А, С
Антигеморрагические (предотвращающие кровоизлияния)	Повышают свертываемость крови, обеспечивают устойчивость кровеносных сосудов и их нормальную проницаемость	С, Р, К
Антиинфекционные	Стимулируют иммунологические реакции и повышают устойчивость организма к инфекции	B ₁₂ , B _c , С
Антианемические	Нормализуют и стимулируют кроветворение	С, А
Регулирующие зрение	Усиливают остроту зрения, расширяют поле цветового зрения	А, B ₂ , С

Как показали исследования учёных, животные и человек не способны синтезировать витамины в своём организме, однако такой способностью обладают рас-

тения и многие микроорганизмы — бактерии и грибы. Поэтому благодаря симбиотическим микроорганизмам, обитающим в пищеварительном тракте животных и человека, организм хозяина получает от них многие витамины.

Таблица 28

Потребность человека в витаминах

Название витамина		Суточная потребность, мг	Название витамина		Суточная потребность, мг
Буквенное	Химическое		Буквенное	Химическое	
A	Ретинол	2,5	B ₆	Пиридоксин	2,0
C	Аскорбиновая кислота	75	B ₁₂	Цианкобаламин	0,003
D	Кальциферол	0,0025	B ₁₅	Глюконодиметил-аминоацетат	2,0
E	Токотриенол	15,0	B _c	Птероилглутаминовая кислота	0,2
K	Филлохинон	0,25	PP (B ₅)	Никотиновая кислота и никотинамид	25
B ₁	Тиамин	2,0	H	Биотин	0,15
B ₂	Рибофлавин	2,0	P	Рутин	50
B ₃	Пантотеновая кислота	12	F	Комплекс ненасыщенных жирных кислот	1000

В настоящее время микроорганизмы широко используют для производства в промышленном масштабе многих витаминов (A, C, D, B₂, B₁₂ и др., раздел 6, гл. 1). Витамины также получают посредством химического синтеза.

Тестовые задания

- Соотнесите представителей липидов и выполняемые ими функции.
 - а) запасная;
 - б) энергетическая;
 - в) структурная;
 - г) транспортная;
 - д) защитная.
- Какое количество воды (1) и энергии (2) образуется при полном окислении 1 г жира?
 - а) 0,5 г; б) 1,07 г; в) 2,05 г; г) 10 кДж; д) 40 кДж; е) 70 кДж.
- Какие из жирных кислот являются насыщенными (1), а какие — ненасыщенными (2)?
 - а) пальмитиновая; б) олеиновая; в) линолевая; г) стеариновая; д) миристиновая.
- Соотнесите классы ферментов и их представителей.
 - а) липаза;
 - б) пероксидаза;
 - в) амилаза;
 - г) нитратредуктаза;
 - д) хитиназа;
 - е) РНК-полимераза;
 - ж) карбоксидаза.
 - 1) оксидоредуктазы;
 - 2) гидролазы;
 - 3) лигазы;

5. Какой фермент играет ключевую роль в азотфиксирующей деятельности бактерий?
а) нитратредуктаза; б) нитрогеназа; в) нитритредуктаза; г) цитохромоксидаза.
6. Соотнесите ферменты с металлами, входящими в их состав.
- | | |
|----------------------|--------|
| 1) пептидазы; | а) Fe; |
| 2) амилаза; | б) Mo; |
| 3) цитохромоксидаза; | в) Cu; |
| 4) пероксидаза; | г) Zn; |
| 5) нитратредуктаза; | д) Mn. |
7. Изменение какой структуры белковых молекул лежит в основе их ферментативной активности?
а) первичной; б) вторичной; в) третичной.
8. Соотнесите химические и буквенные названия витаминов.
- | | |
|--------------------------|----------------------|
| 1) рутин; | а) A; |
| 2) аскорбиновая кислота; | б) D; |
| 3) цианкобаламин; | в) B ₁ ; |
| 4) кальциферол; | г) B ₂ ; |
| 5) тиамин; | д) B ₆ ; |
| 6) рибофлавин; | е) B ₁₂ ; |
| 7) никотиновая кислота; | ж) PP; |
| 8) пиридоксин; | з) C; |
| 9) ретинол; | и) P. |

ГЛАВА 7. ГОРМОНЫ

Учение о гормонах сложилось в конце XIX в. В 1890 г. французский учёный Шарль Броун-Секар высказал предположение о существовании в организме животных и человека особых веществ, стимулирующих важнейшие жизненные функции.

Для экспериментального подтверждения своей гипотезы Броун-Секар растёр семенники барана в ступке с физиологическим раствором и полученный экстракт ввёл под кожу старым, находившимся в состоянии упадка животным. После нескольких инъекций у этих животных появились признаки подъёма жизненных функций: движения их стали более энергичными, кровяное давление поднялось, повысился аппетит. Броун-Секар повторил этот эксперимент на себе и почувствовал прилив сил и бодрости, несмотря на преклонный возраст.

Эти опыты дали учёному основание заключить, что половые и, по-видимому, многие другие железы обладают внутренней секрецией, то есть выделяют непосредственно в кровь специфические вещества, стимулирующие обменные процессы в организме. В начале XX столетия английские физиологи Чарльз Шеррингтон, Уильям Бейлисс и Эдуард Старлинг, внёсшие значительный вклад в исследование этих физиологически активных веществ, предложили назвать их гормонами (от *греч.* *гормео* — побуждаю).

Гормоны — это химические соединения разнообразного строения, которые синтезируются в организме и оказывают сильнейшее воздействие на деятельность его отдельных органов и обмен веществ в целом.

Гормоны существенно различаются местом своего образования в организме, способом распространения, химической структурой и характером действия. Вместе с тем им свойственны общие функции: они участвуют в обмене веществ, в морфологической дифференциации, росте, развитии и размножении организма, в регулировании и координации основных обменных процессов. Соединения с такими функциями обнаружены в организме животных и человека, а также у растений и некоторых микроорганизмов.

ГОРМОНЫ ВЫСШИХ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

В настоящее время известно несколько десятков различных гормонов позвоночных животных и человека, исследована химическая природа большинства из них, а некоторые синтезированы. В зависимости от химического строения выделяют три группы гормонов:

- 1) стероидные гормоны;
- 2) пептидные гормоны;
- 3) гормоны иного химического строения.

Стероидные гормоны — это производные полициклических спиртов *стеролов* (раздел 2, гл. 4, формула (2.68)). Они синтезируются в половых железах (семенниках и яичниках) человека и животных, в надпочечниках, печени, плаценте и некоторых других органах.

Важную группу стероидных гормонов представляют *половые гормоны* — мужские (*андрогены*) и женские (*эстрогены*).

Один из наиболее активных мужских гормонов — это *тестостерон*. Он воздействует на обмен веществ, определяя развитие первичных мужских половых признаков (внутренних и внешних половых органов) и вторичных мужских признаков (характерного строения скелета, волосяного покрова, низкого голоса и др.). Тестостерон стимулирует сперматогенез и тормозит действие женских гормонов — эстрогенов.

В яичниках синтезируются женские половые гормоны, среди которых наибольшей активностью отличается *эстрадиол*. Гормоны-эстрогены определяют развитие первичных и вторичных женских половых признаков. Кроме того, они повышают синтез гликогена в печени и тканях, а также увеличивают отложение жира в организме.

Мужские и женские половые гормоны синтезируются под контролем гипофиза. В этом отделе мозга продуцируются особые *гонадотропные гормоны*. Они возбуждают развитие половых желёз и увеличивают секрецию в них гормонов. Вытяжки из передней части гипофиза вызывают преждевременное половое созревание у молодых животных, а у рыб — наступление нереста.

Пересадка половых желёз кастрированным животным приводит к изменению вторичных половых признаков, тогда как первичные половые признаки не изменяются. Пересадка половых желёз самца к самке вызывает ее «мускулизацию», а пересадка половых желёз от самки к самцу — его «феминизацию» (рис. 44).

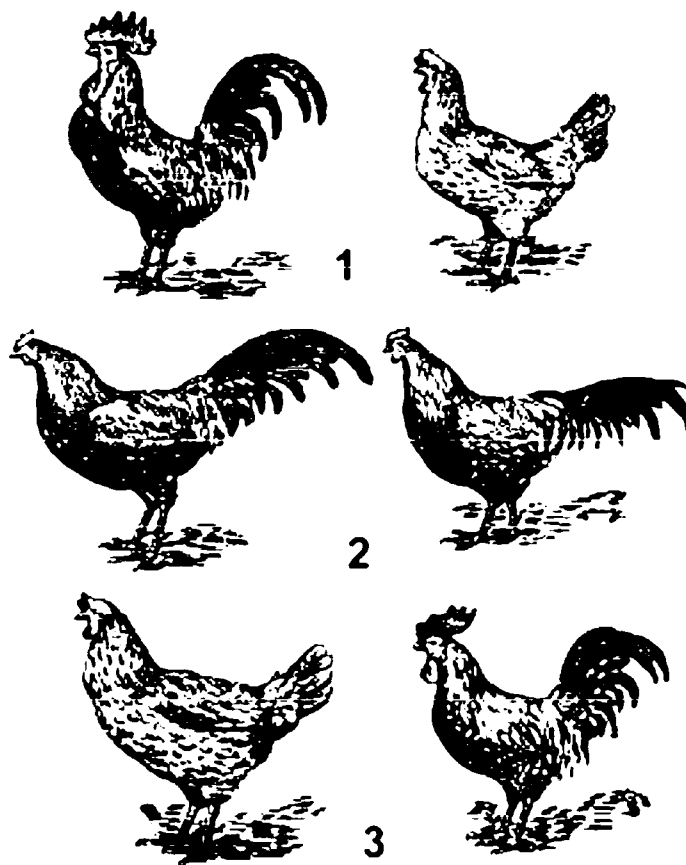


Рис. 44

Влияние кастрации и пересадки половых желёз:
1 — петух слева, курица справа; 2 — они же после кастрации;
3 — они же после пересадки половых желёз.

Другие стероидные гормоны продуцирует корковая ткань надпочечников. Эти гормоны получили общее название **кортикостероидов**. Среди них выделяют группу **минералокортикоидов**, которые преимущественно влияют на водный и минеральный обмен организма. Гормоны, влияющие в первую очередь на обмен углеводов, белков и липидов, называют **глюкокортикоидами**.

Мощное влияние на водный и минеральный обмен оказывает один из минералокортикоидов — **альдостерон**. Под воздействием этого гормона в почках усиливается всасывание натрия и хлора и выведение из организма калия. Недостаток альдостерона приводит к нарушению минерального обмена (развивается так называемая **бронзовая болезнь**).

В группу глюкокортикоидов входят гормоны **кортизон** и **гидрокортизон**, которые задерживают расщепление углеводов, усиливают накопление гликогена и повышают содержание глюкозы в крови. Кортизон ускоряет заживление ран, повышает работоспособность мышц, снижает их утомляемость. Как недостаток, так и избыток этих гормонов приводят к серьёзным нарушениям в углеводном и белковом обмене организма.

Секреция надпочечниками глюкокортикоидных гормонов находится под контролем гипофиза. Особый гормон, секретируемый гипофизом, — **адренокортикотропный гормон (АКТГ)** — возбуждает функцию коры надпочечников, увеличивает секрецию, особенно при различных стрессовых воздействиях на организм, оказывает существенное влияние на обмен липидов.

Все стероидные гормоны относятся к **липофильным соединениям**, которые легко проникают через билипидный слой плазматической мембраны клетки-мишени. Затем они достигают ядра и воздействуют на наследственный аппарат клетки (раздел 5, гл. 3).

Пептидные гормоны. Довольно многочисленная группа гормонов представлена белковыми веществами различной молекулярной массы — полипептидами. Они синтезируются клетками мозга, щитовидной, парашитовидными и поджелудочной железами и др.

Представителями этой группы являются **инсулин**, **глюкагон**, **гормон роста (соматотропный гормон — СТГ)**, **вазопрессин**, **паратгормон**, **кальцитонин**. В настоящее время благодаря бурному развитию биохимии и биотехнологии ряд пептидных гормонов получен в чистом виде, изучен их аминокислотный состав, а в случае белковых гормонов — их конформация.

Инсулин — гормон, вырабатываемый поджелудочной железой и оказывающий сильнейшее действие в первую очередь на углеводный обмен организма. Инсулин воздействует на клеточные мембраны, повышая их проницаемость для глюкозы. Поступление глюкозы из крови в мышечные клетки и нейроны, во-первых, усиливает её использование организмом (активируется распад глюкозы или синтез из неё гликогена), а во-вторых, снижает содержание глюкозы в крови.

При недостаточном биосинтезе инсулина развивается заболевание **сахарный диабет**: повышается содержание глюкозы в крови и растёт её выведение с мочой. Одновременно развиваются вторичные явления: снижается содержание гликогена в печени и мышцах, замедляется синтез белков и жиров, нарушается минеральный обмен.

Введение инсулина усиливает отложение гликогена в печени и мышцах и тормозит его распад до глюкозы. Одновременно снижается содержание глюкозы в крови и повышается её ассимиляция клетками организма (рис. 45).

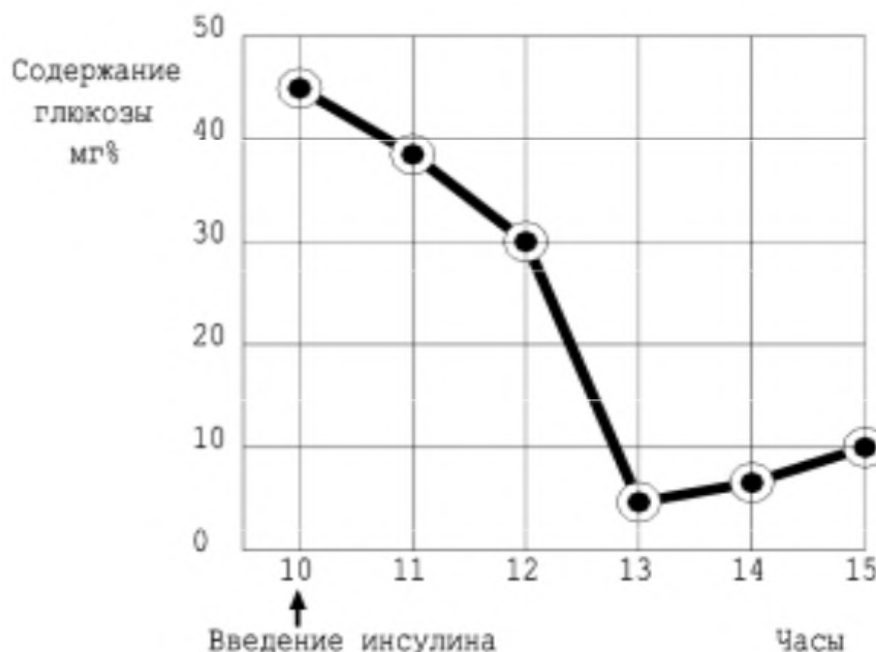
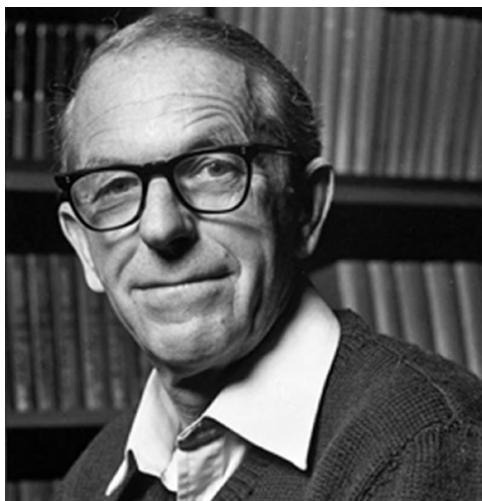
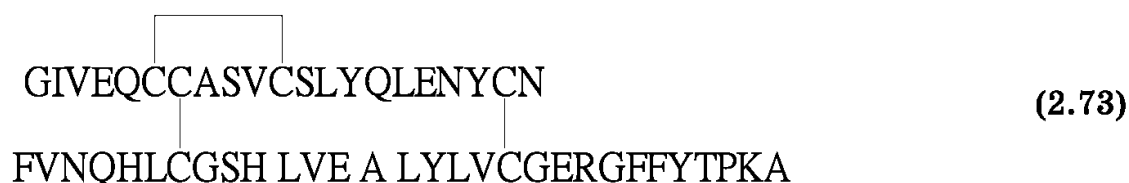


Рис. 45

Влияние гормона инсулина на содержание глюкозы в крови собаки, больной сахарным диабетом

Инсулин стал первым белком, первичную структуру которого удалось расшифровать благодаря работам английского биохимика, лауреата Нобелевской премии Фредерика Сангера. Приводим схему строения двух полипептидных цепей молекулы инсулина с использованием однобуквенного обозначения аминокислот; дисульфидные связи ($-S-S-$) показаны скобкой и прямыми линиями.



Фредерик Сангер (1918–2013)

Глюкагон — гормон, который также секретируется поджелудочной железой, но по физиологическому действию является антагонистом инсулина. Он активизирует деятельность ферментов *фосфорилаз* (раздел 2, гл. 1, рис. 19), что приводит к усилению распада гликогена до глюкозы. Под воздействием глюкагона количество гликогена в организме сокращается, а глюкозы — возрастает. Таким образом, глюкагон предупреждает чрезмерное снижение сахара в крови в тех случаях, когда происходит усиление биосинтеза инсулина.

Гормон роста (соматотропный гормон — СТГ) вырабатывается передней долей гипофиза и обладает сильным действием на все клетки организма, повышая в них уровень биосинтетических процессов. Это выражается в ускорении распада высших жирных кислот и глюкозы, а также в усилении синтеза белка, нуклеиновых кислот, гликогена. Все эти процессы способствует нормальному росту и развитию организма.

Удаление передней доли гипофиза вызывает у экспериментальных животных остановку роста и задержку полового развития. Введение гормона роста, напротив, оказывает мощное стимулирующее действие на процесс роста.

Вазопрессин (антидиуретический гормон — АДГ) вырабатывается нейро-секреторными клетками гипофиза и оказывает тормозящее влияние на отделение мочи (диурез). Гормон повышает проницаемость для воды стенок канальцев почек в результате воздействия на обмен межклеточного вещества — *гиалуриновой кислоты* (формула (2.24)). В результате вода обратно всасывается (реабсорбируется) через образовавшиеся межклеточные щели, организм обогащается водой, а мочеотделение резко уменьшается.

В норме вазопрессин также контролирует осмотическое давление плазмы крови. При патологии, в частности атрофии задней доли гипофиза, развивается *несахарный диабет* — заболевание, характеризующееся выделением чрезвычайно больших количеств жидкости с мочой.

Вазопрессин, молекула которого состоит из 9 аминокислот, стал первым пептидным гормоном, который удалось синтезировать искусственно.

Паратгормон (паратиреоидин) синтезируется околощитовидными железами. Он регулирует содержание в крови катионов Ca^{+2} и его отложение в костной ткани, оказывая влияние на развитие скелета. Нормальный уровень содержания Са в крови человека равен 5–11 мг%. В том случае, если организм испытывает дефицит кальция (например, при его длительной нехватке в пище), синтез паратгормона повышается, происходит высвобождение кальция и переход его из костной ткани в кровь.

Физиологическим антагонистом паратгормона в организме служит гормон щитовидных желёз — *кальцитонин (тиреокальцитонин)*. Он ингибирует высвобождение Ca^{2+} и способствует отложению его в костной ткани в форме нерастворимых солей фосфорной кислоты (раздел 1, гл. 1).

Таким образом, совместное действие двух гормонов — паратгормона и кальцитонина — поддерживает, с одной стороны, оптимальную структуру костей, а с другой стороны, концентрацию в крови ионов Ca^{2+} , выполняющих ряд важных функций.

Пептидные гормоны относятся к *гидрофильным соединениям* (раздел 3, гл. 2). Поэтому они не проникают через липидный слой клеточных мембран, а взаимодействуют с находящимися на их поверхности белками-рецепторами (раздел 5, гл. 3).

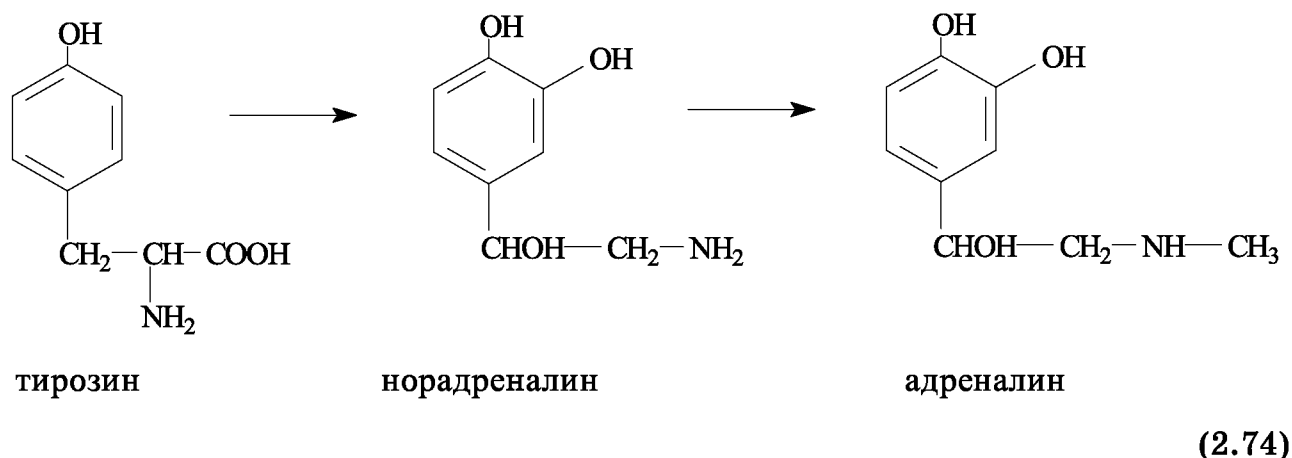
В последние десятилетия из мозга животных было выделено более 50 различных пептидов, определяющих поведенческие реакции организма. Эти соединения, которые получили название *нейропептидов*, оказывают сильное влияние на некоторые формы поведения, процессы обучения и запоминания, регулируют сон и снимают боль. На их основе синтезированы сотни аналогов, а некоторые нейропептиды нашли применение в медицине.

Гормоны другого химического строения. Гормонами, не имеющими стероидного или пептидного строения, являются *адреналин*, *тироксин*, *простагландины* и др.

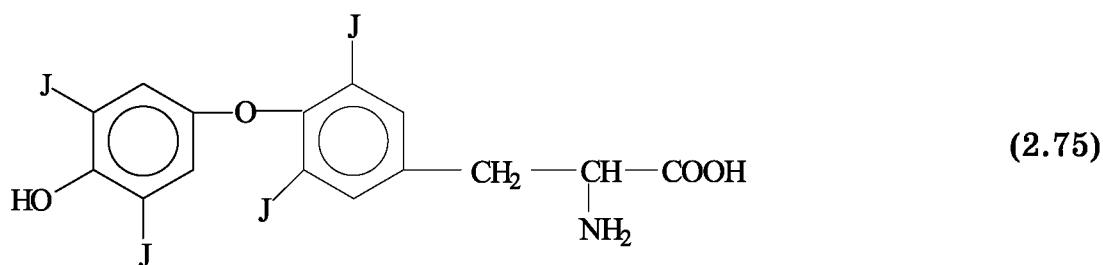
Адреналин — гормон, синтезируемый надпочечными железами и постоянно содержащийся в крови. Непрерывно выделяясь небольшими порциями в кровь, он оказывает мощное влияние на сердечно-сосудистую систему организма: резко усиливает газообмен и сердечную деятельность, сужает периферические сосуды кровеносной системы, повышает кровяное давление.

Наиболее сильное влияние адреналин оказывает на углеводный обмен. Он усиливает расщепление гликогена в печени и мышцах, в результате чего в крови повышается количество глюкозы (раздел 2, гл. 1). Усиление окислительных процессов на фоне сужения сосудов кожи приводит к повышению температуры тела.

Предшественником адреналина в организме служит нейромедиатор *норадреналин*, участвующий в проведении нервного импульса (раздел 5, гл. 3). Он образуется из аминокислоты *тирозина*.



Тироксин — гормон, вырабатываемый щитовидной железой. Он содержит в своей молекуле 4 атома йода и образуется из аминокислоты *тирозина*:



В щитовидной железе синтезируются и другие йодсодержащие гормоны (*тиреоидные гормоны*), от которых тироксин отличается медленно наступающим и длительно продолжающимся действием.

Гормоны щитовидной железы оказывают на организм разностороннее действие. Они активируют обмен белков, липидов, углеводов и солей, ускоряют рост и дифференциацию тканей организма. Некоторая повышенная функция щитовидной железы у беременных женщин необходима для нормального развития будущего ребенка.

Недостаток в пище и питьевой воде йода приводит к заболеванию, называемому *эндемическим зобом* (раздел 1, гл. 2). Разрастание щитовидной железы — это следствие стремления организма компенсировать низкую концентрацию йода в пище увеличением числа клеток, которые его поглощают.

При недостатке тиреоидных гормонов (*гипофункции* щитовидной железы) в организме животного и человека замедляется обмен веществ. Развивается ожирение, у детей задерживается рост, приостанавливается их психическое развитие. Пониженная функция щитовидной железы может проявиться в *кретинизме* (слабоумии) — болезни, которая, как правило, развивается в конце первого или в начале второго года жизни.

При избытке тироксина и его производных (*гиперфункции* щитовидной железы, или *гипертиреозе*) резко усиливается обмен веществ, учащается пульс, повышается раздражимость; у больного падает масса тела и развивается пучеглазие. Весь комплекс этих нарушений называется *базедовой болезнью* (по имени немецкого врача Карла Базедова, впервые описавшего эту патологию). Биосинтез гормонов щитовидной железы контролируется передним отделом гипофиза посредством особого *тиреотропного гормона*.

Простагландины — это группа биологически активных веществ, которые по своей химической природе являются производными незаменимых жирных кислот (раздел 2, гл. 4). Они обнаружены практически во всех клетках млекопитающих, а также в организме птиц, лягушек, рыб, ракообразных, некоторых насекомых и коралловых полипов.

Простагландины обладают разнообразной физиологической активностью. Например, они усиливают воспалительную реакцию, вызванную ожогами или другими повреждениями, влияют на болевые рецепторы, вызывают сокращение или расширение бронхов и трахеи, стимулируют секрецию ферментов поджелудочной железой. Некоторые простагландины проявляют противоопухолевую активность и играют заметную роль в иммунных реакциях организма, а также оказывают регулирующее действие на активность других гормонов.

В отличие от названных выше гормонов, простагландины — это «недолгоживущие» соединения: они очень быстро распадаются и поэтому проявляют физиологическую активность только вблизи от места своего синтеза в организме.

Применение гормонов. Гормоны широко используют в медицине и ветеринарии для лечения болезней человека и животных, вызванных *гормональной недостаточностью*. Под влиянием гормонов возрастают привесы животных, удои и жирность молока у коров. Гормоны стимулируют рост шерсти у овец, яйценоскость у птицы. Половые гормоны важны для регуляции репродуктивных циклов у животных.

Гормональные препараты стали эффективным средством преодоления эндокринных нарушений в организме человека. Характеристика наиболее широко применяемых *гормональных лекарственных средств* приведена в таблице 29.

Таблица 29

Некоторые гормональные лекарственные препараты, применяемые в медицине

Название лекарственного средства	Способы получения	Назначение препарата
Кортикотропин	Выделен из гипофиза крупного рогатого скота, свиней и овец; разработаны также генно-инженерные методы его получения	Стимулирование секреторной функции коры надпочечников, усиление биосинтеза глюкокортикостероидных гормонов, а также андрогенов
Соматотропин (гормон роста человека)	Получают методами генной инженерии на основе клеток млекопитающих (препарат сайзен) или бактерий (препарат генотропин)	Лечение нарушений развития организма, связанных с недостаточностью соматотропного гормона
Трийодтиронин	Химический синтез	Лечение патологий, обусловленных пониженной функцией щитовидной железы
Кальцитонин (кальцитрин)	Получают из железы свиньи	Стимулирование отложения кальция и фосфора в костной ткани
Инсулин	Инсулин человеческий получают генно-инженерными методами, инсулин свиной высокоочищенный — из поджелудочной железы свиньи	Основное средство лечения сахарного диабета
Кортизон, гидрокортизон, преднизолон	Химический синтез	Лечение патологий, обусловленных повышенной функцией коры надпочечников

ГОРМОНЫ НАСЕКОМЫХ

Наряду с позвоночными животными, организмами с высокоразвитой гормональной системой являются насекомые. Между насекомыми, чья эндокринная система изучена наиболее полно среди беспозвоночных, и позвоночными животными можно наметить некий параллелизм. Как у позвоночных, так и у насекомых гормональная деятельность регулируется нервной системой — специализированными нейросекреторными клетками. Эти клетки продуцируют нейрогормоны, воздействующие как на эндокринные железы организма, так и на иные органы и ткани (половые железы, кишечник, жировое тело и пр.).

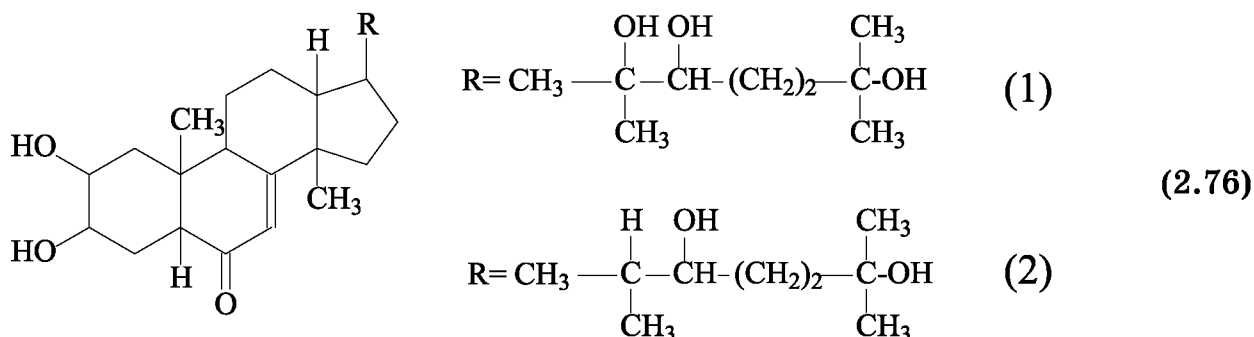
В соответствии с химической природой различают *пептидные*, *стероидные* и *терпеноидные* гормоны насекомых.

Пептидные гормоны, которые продуцируются нервными ганглиями, воздействуют на активность эндокринных желез и оказывают влияние на многие жизненно важные процессы. Среди них — рост и диапауза насекомых, окукливание и выход имаго у насекомых с полным метаморфозом, обмен белков, жиров, углеводов, регуляция дыхания.

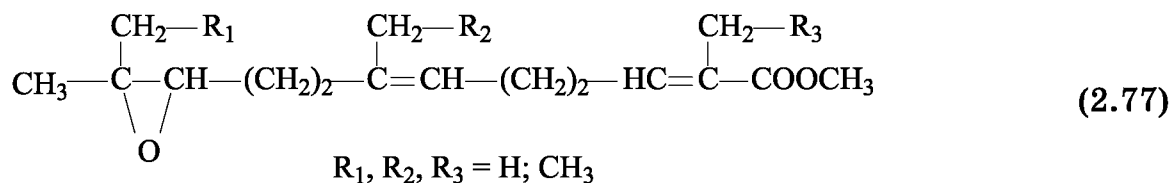
Стероидные гормоны, которые насчитывают не менее 10 видов и имеют сходное строение, продуцируют протаракальные железы, расположенные в грудном отделе насекомого. Наиболее распространены и изучены из них *экдизон* (1) и *экдистерон* (2), формула (2.76). Поскольку эти гормоны вызывают у насекомых линьку, их обычно называют гормонами линьки насекомых.

Гормоны терпеноидной природы синтезируются у насекомых в прилежащих телах. Они носят общее название — *ювенильные гормоны*, поскольку задержива-

ют развитие и предотвращают наступление взрослой (имагинальной) фазы у личинок насекомых. В организме взрослого насекомого эти гормоны стимулируют наступление половой зрелости у самок и самцов, а также оказывают сильное влияние на общий обмен веществ, в частности на водный баланс, минеральный обмен, синтез белка и др.



По химическому строению ювенильные гормоны — это терпеноиды с эпокси-группой на одном конце молекулы и эфирной группой на другом. Между собой молекулы разных терпеноидов различаются радикалами (R_1 , R_2 , R_3), формула (2.77).



Раскрытие биохимической природы гормонов насекомых породило надежду использовать эти химические соединения для управления развитием, в частности вредящих видов. С этой целью в 1970-х гг. были созданы первые синтетические аналоги гормонов насекомых, получивших название *ювеноидов*.

Оказалось, что ювеноиды не оказывают летального действия на насекомых, но нарушают их эмбриональное развитие, предотвращают завершение метаморфоза, вызывают бесплодие. В результате существенно снижается численность вредящих видов насекомых, тогда как на безвредные виды фауны такие гормоны действия не оказывают.

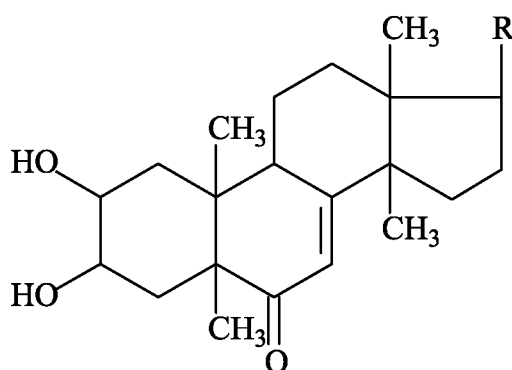
На основе ювеноидов были созданы препараты (инсектар, инстар, майнекс и др.), нашедшие применение против вредных видов насекомых, среди которых — комары и другие кровососущие двукрылые, фараоновые муравьи, тепличная белокрылка, листовертки и др.

Аналоги гормонов насекомых были обнаружены у растений. Так, аналог стероидных гормонов выделен из нескольких видов папоротников и растений семейства тиссовых (*Taxus*, *Prodocarpus*), химическая формула одного из таких соединений — понастерона А приведена ниже (2.78). Как оказалось, биологическая активность этого соединения в 4 раза превосходит действие природного гормона насекомых.

В 1970-х гг. американские ученые во главе с В. Бауэрсом обнаружили в растении агератуме (*Ageratum houstonianum*) из семейства Сложноцветных (Астровых) химические соединения, подавляющие активность ювенильных гормонов насе-

комых. Они получили название *прекоценов* за их способность прерывать личиночное развитие насекомого и вызывать преждевременное (от *англ.* precocious) наступление имагообразных форм. Кроме того, прекоцены способны подавлять репродукцию насекомых вплоть до их полной стерилизации, а также нарушать нормальное развитие эмбрионов этих членистоногих.

Обнаруженные у растений биологически активные соединения, мишенью которых становится гормональная регуляция обмена веществ насекомых, ученые рассматривают как природный механизм их защиты от нападения этих фитофагов, а в целом, — как отражение длительной совместной эволюции представителей растительного и животного царств.



(2.78)

ГОРМОНЫ РАСТЕНИЙ

Гормоны растений, или *фитогормоны*, — это химические соединения, с помощью которых осуществляется взаимодействие клеток, тканей и органов растения и регуляция его жизнедеятельности. Они, как правило, образуются в одной части растения, а транспортируются в другую, где оказывают сильнейшее воздействие на процессы роста и развития организма.

Фитогормоны можно объединить в две группы (рис. 46):

- 1) гормоны-стимуляторы;
- 2) гормоны-ингибиторы.

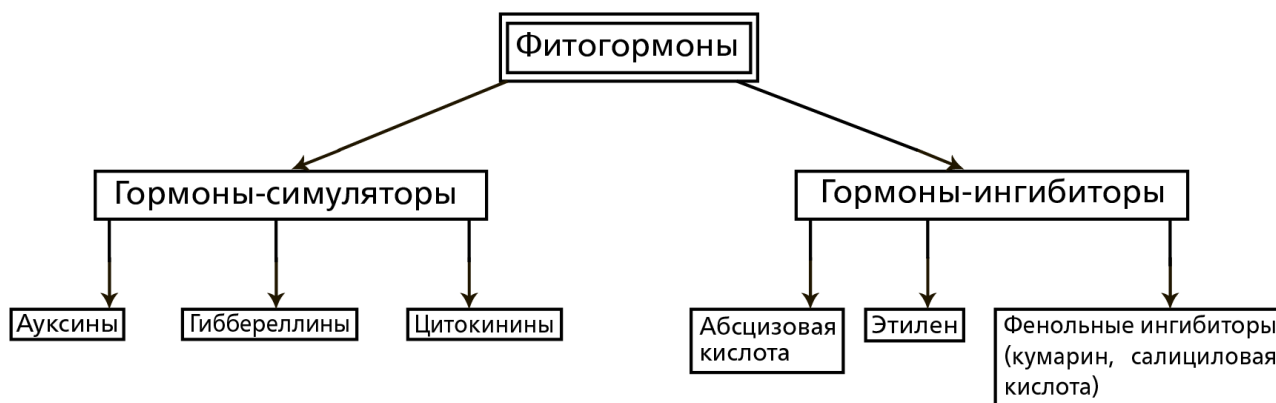
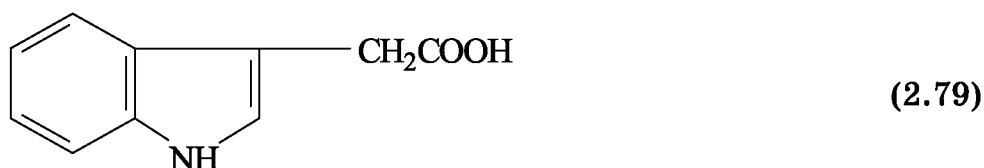


Рис. 46

Классификация гормонов растений — фитогормонов

Важнейшие стимуляторы — это *ауксины*, *гиббереллины* и *цитокинины*, а ингибиторы — *абсцизовая кислота* и *этилен* (этен). Рассмотрим особенности физиологического воздействия этих гормонов на растения.

Ауксины. Ауксинами называются вещества индольной природы: индолилуксусная кислота (2.79) и её производные.



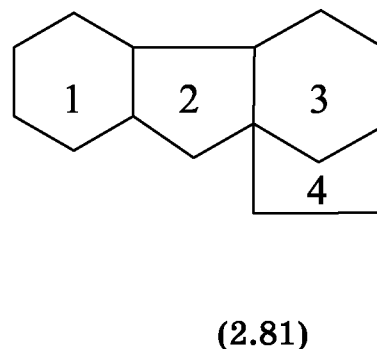
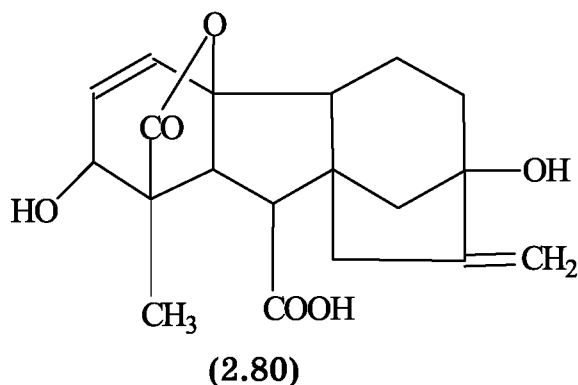
Напомним, что *индолами* называются соединения, в которых бензольное кольцо конденсировано с пятичленным азотсодержащим ароматическим гетероциклом *пирролом*. Предшественником ауксинов в растении служит аминокислота *триптофан*. Синтез ауксина из триптофана находится под контролем других гормонов растений — *гиббереллинов* (они активируют синтез) и *этилена* (подавляет синтез).

Ауксины синтезируются преимущественно в верхушечных меристемах (точках роста) стебля и корня, а также в молодых листьях. Ауксины стимулируют рост клеток, образование корней, обуславливают явления фото- и геотропизма растений. Двигательная реакция листьев, цветков, побегов растений определяется распределением ауксина в их тканях.

Сильное влияние оказывают ауксины на цветение, рост и созревание плодов растения. Например, у огурца при обработке ауксином возрастает число женских цветков, увеличивается урожай плодов и семян. Ауксин, содержащийся в пыльце, необходим для роста пыльцевой трубки и, следовательно, для опыления растений.

Ауксины используют в растениеводстве для усиления корнеобразования у черенков древесно-кустарниковых и травянистых растений (смородины, крыжовника, вишни, винограда, жасмина, розы и др.), а также для улучшения срастания привоя и подвоя при проведении прививок. Для этих целей отечественная промышленность выпускает препарат «Гетероауксин», действующим веществом которого является индолилуксусная кислота.

Гиббереллины. Название этих фитогормонов происходит от латинского названия гриба *гиббереллы* (*Gibberella fujikuroi*) из отдела Сумчатые. Этот гриб продуцирует *гибберелловую кислоту* (2.80), которая является производными тетракарбоциклического соединения *гиббана* (2.81).



Гиббереллины синтезируются особенно интенсивно в растущих верхушечных стеблевых почках растений, в хлоропластах листьев, в формирующихся семенах, в зародыше прорастающих семян. Предполагается, что они оказывают сильное

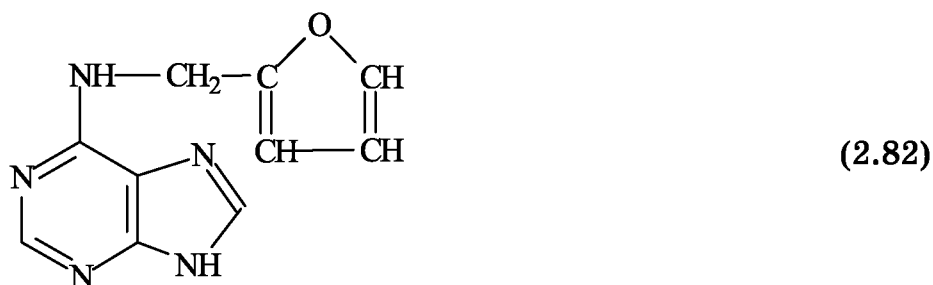
влияние на интенсивность митоза и растяжение клеток: под действием гиббереллинов удлиняются стебель и листья, а цветки и плоды становятся крупнее.

Гиббереллины оказывают сильнейшее влияние на выход из состояния физиологического покоя семян, клубней, спящих почек растений. Обработка гиббереллином позволяет, например, получить в середине зимы цветущие побеги жасмина, сирени или ландыша. Такой метод в растениеводстве получил название *выгонки растений*.

Недостаток активных гиббереллинов в период формирования плодов вызывает приостановку их роста, а дополнительная обработка этими гормонами, напротив, способствует формированию крупных плодов томата, винограда, перца, цитрусовых и других культур.

На основе гиббереллина созданы эффективные стимуляторы роста и развития растений (раздел 6, гл. 2).

Цитокинины. Напомним, что в состав ДНК и РНК входят пуриновые азотистые основания *аденин* и *гуанин* (формула (2.60)). Производными пурина являются цитокинины — фитогормоны, оказывающие сильное стимулирующее действие на рост и развитие растений. Формула одного из таких гормонов — *кинетина* (6-фурфуриламинопурина) — приведена ниже.



Основное место синтеза цитокининов — это верхушечные точки роста корней, молодые листья и почки, развивающиеся плоды и семена.

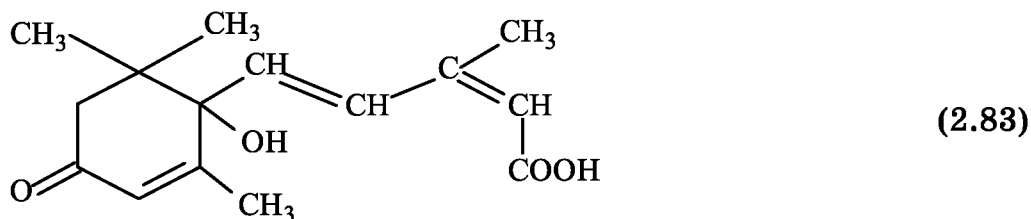
Цитокинины в растениях активируют деление клеток, ускоряют рост клеток двудольных (но не однодольных) растений в длину, способствуют их дифференцировке. Цитокинины стимулируют рост и развитие побегов, но угнетают рост корней. В этом их отличие от действия ауксинов. Подобно гиббереллинам, цитокинины обладают высокой пробуждающей способностью: они выводят из состояния глубокого покоя семена и клубни, спящие почки деревьев и кустарников, повышают всхожесть семян многих растений.

Цитокинины задерживают старение листьев, усиливают поступление в ткани питательных веществ, благодаря чему происходит восстановление структуры хлоропластов. В клетках усиливается синтез хлорофилла, ДНК и белка, повышается интенсивность фотосинтеза.

Абсцизовая кислота. Если ауксины, гиббереллины и цитокинины — это стимуляторы роста и развития растений, то абсцизовая кислота из группы *изопреноидов* (2.83) — это важнейший растительный ингибитор широкого спектра действия.

Абсцизовая кислота (АБК), которая синтезируется практически во всех, особенно в стареющих, органах растений, служит антагонистом гормонов-стимуляторов. Например, переход в состояние покоя семян, клубней, луковиц и

почек обусловлен увеличением содержания в них АБК. Старение растений и созревание плодов томата, земляники, груши, винограда и других культур связано со значительной концентрацией АБК: фитогормон ускоряет распад белков, нуклеиновых кислот, фотопигментов.



Растение реагирует на укорочение светового дня и приближение зимы ускорением синтеза АБК. В этот период повышается содержание этого гормона в зимующих органах многолетних растений. Одновременно подавляется активность ауксинов, гиббереллинов и цитокининов, что предотвращает чрезмерную физиологическую активность растений перед зимовкой.

Динамическое равновесие в растительных тканях между тормозящим действием АБК, с одной стороны, и стимулирующим эффектом ауксинов, цитокининов и гиббереллинов, с другой, служит необходимым условием нормального роста и развития растений. Таким образом, создается своеобразная система взаимного сдерживания гормонов-антагонистов, в результате чего метаболизм растительного организма приобретает необходимую устойчивость.

Этилен. Гормональным фактором растительного организма служит газ этилен (этен) — $\text{H}_2\text{C}=\text{CH}_2$. Он образуется из аминокислоты *метионина* практически в любом органе растения, но преимущественно в стареющих листьях и созревающих плодах.

Функции этилена в растении многообразны. Этот гормон способствует старению тканей, ускоряет опадение листьев и плодов. В случае локальных повреждений (насекомыми, паразитическими микроорганизмами и др.) растение синтезирует так называемый стрессовый этилен, который способствует отторжению поврежденных тканей. Этилен увеличивает покой семян, клубней и луковиц, а также ускоряет созревание плодов. Поэтому этилен используют для ускорения дозревания плодов, которые с этой целью помещают в специальные камеры, заполненные этим газом.

Перечень фитогормонов не ограничивается названными группами. Эти соединения присутствуют в растениях в очень малых количествах, поэтому обнаружить и выделить их бывает довольно сложно, но исследователи активно работают в этом направлении. Например, относительно недавно в растениях была обнаружена группа фитогормонов стероидной природы — *брассиностероиды* (от латинского названия ботанического рода Капуста — *Brassica*). С активностью растительных стероидов учёные связывают усиление синтеза защитных белков и других компонентов иммунной системы растений.

ГОРМОНЫ ГРИБОВ

Среди биологически активных веществ, синтезируемых грибами, некоторые соединения имеют ярко выраженное гормональное действие. Например, эти соединения побуждают вегетативное тело гриба (мицелий) к репродуктивному раз-

множению посредством спор. Такие химические соединения грибов получили особое название — *микоспорины* (от лат. *Mycota* — царство Грибы).

Широко известна грибковая болезнь (*микоз*) земляники, винограда, капусты и многих других культур — *серая гниль*. В условиях высокой влажности растения покрываются порошащим серым налетом и загнивают. Эту болезнь вызывает паразитический гриб *ботритис* (*Botrytis cinerea*), а серый налет — это органы спороношения гриба (рис. 47).

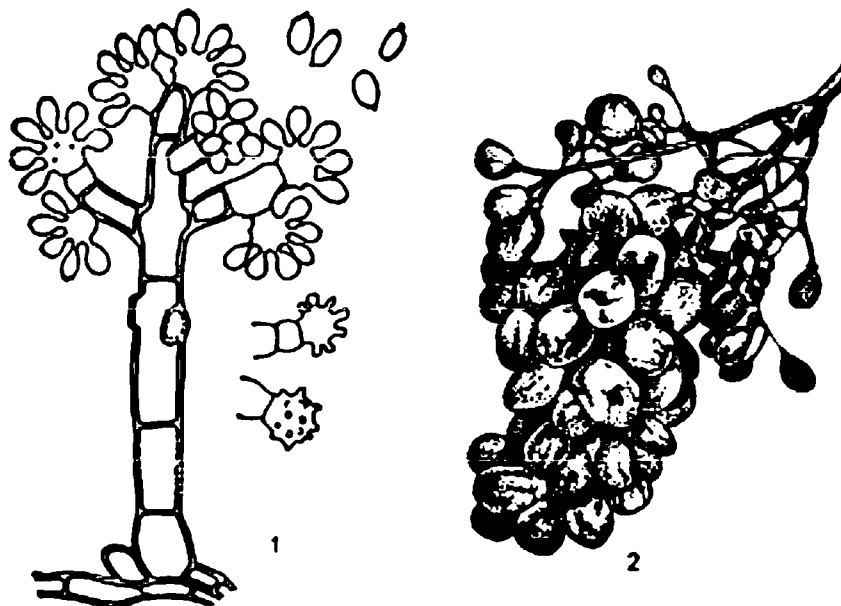
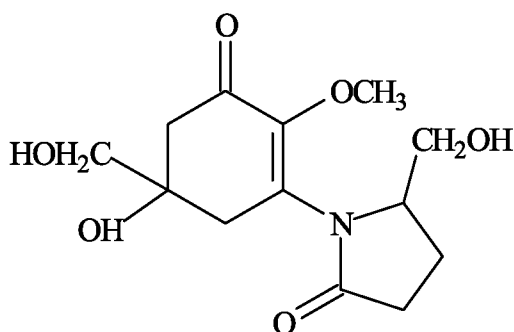


Рис. 47

Серая гниль винограда, вызываемая грибом *ботритис* (*Botrytis cinerea*):
1 — конидиеносцы с конидиями; 2 — пораженные плоды.

Размножение паразита начинается только в случае синтеза в его грибнице особого химического соединения с ярко выраженным стимулирующим действием. Это вещество представляет собой азотсодержащее гетероциклическое соединение (2.84), под действием которого гриб переходит к репродуктивному размножению.



(2.84)

Другой пример относится к съедобному весеннему грибу *сморчку* (рис. 48). Появление плодовых тел этого гриба обусловлено синтезом в грибнице особого азотсодержащего соединения с тремя спиртовыми группами (2.85)

Гормонами грибов являются и так называемые *триспоровые кислоты* (2.86). Эти неопределённые органические кислоты активируют половое размножение широко распространённого гриба *ризопуса* (*Rhizopus*), который вызывает тёмный плесневидный налёт на хлебных продуктах (рис. 49). Триспоровые кислоты сти-

мулируют переход гриба в фазу полового созревания и активный поиск партнёра для размножения.

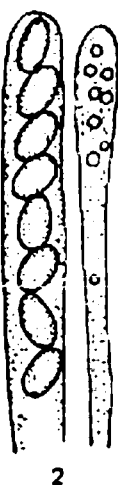
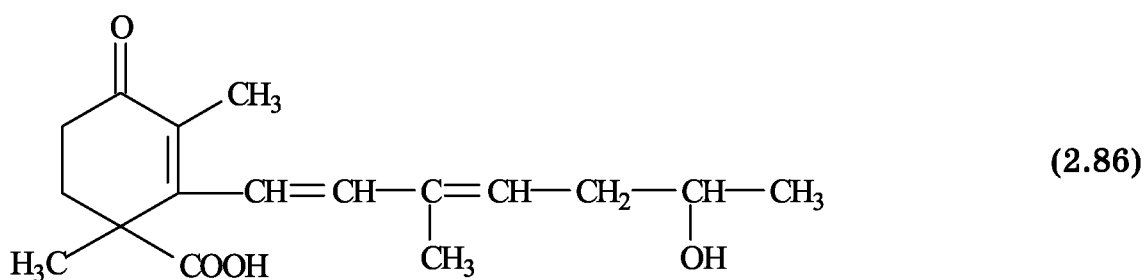
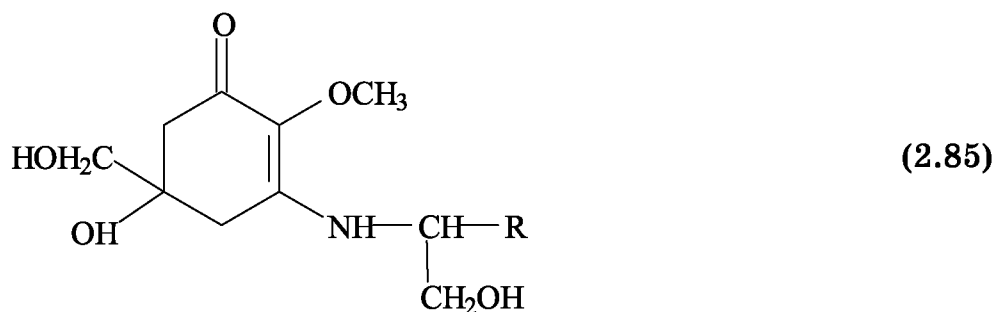


Рис. 48

Сморчок (*Morchella*):

1 — плодовые тела; 2 — сумка со спорами.

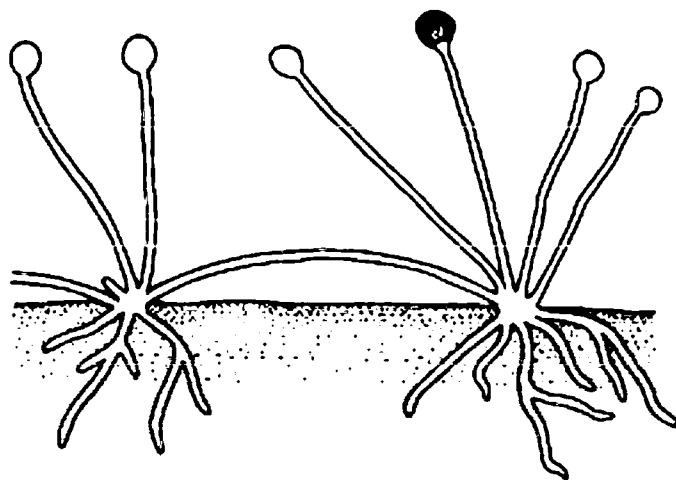


Рис. 49

Плесневый гриб ризопус (*Rhizopus*) — и его микоспорины

Один из представителей отдела Сумчатые — гриб невростора (рис. 50) очень чувствителен к сигналам, подаваемым аминокислотами, которые поступают из питательного субстрата. В присутствии *метионина* гриб растет, но не проявляет половой активности, *аланин* стимулирует появление плодовых тел, а *фенилаланин* и *изолейцин* — формирование и созревание в них половых спор.

Таким образом, химические соединения разнообразного строения, выполняющие функции гормонов, обнаружены у представителей всех эукариотических организмов — животных и человека, растений и грибов. Некоторые гормоны

применяют в растениеводстве, ветеринарии и медицине для оптимизации обмена веществ организма.

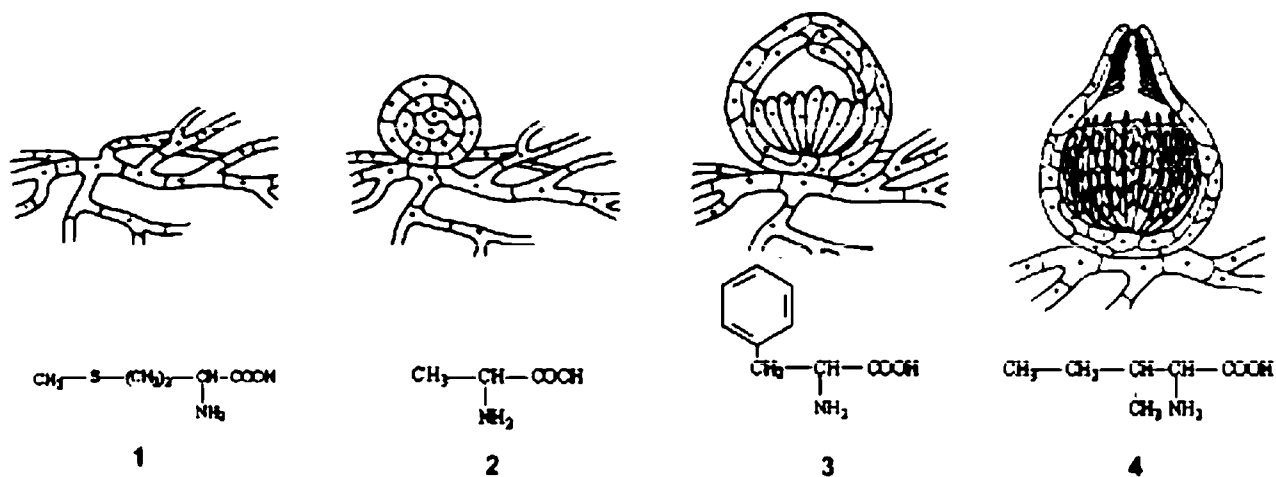


Рис. 50

Влияние аминокислот на развитие сумчатого гриба невроспора (*Neurospora* sp.):

1 — метионин; 2 — аланин; 3 — фенилаланин; 4 — изолейцин.

ГЛАВА 8.

АНТИБИОТИЧЕСКИЕ ПРИРОДНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ

В процессе эволюции между биологическими видами сложились разнообразные отношения, которые нередко являются антагонистическими (конкуренция, хищничество, паразитизм, антибиоз). Довольно часто в основе антагонистических отношений лежит синтез организмами особых антибиотических соединений.

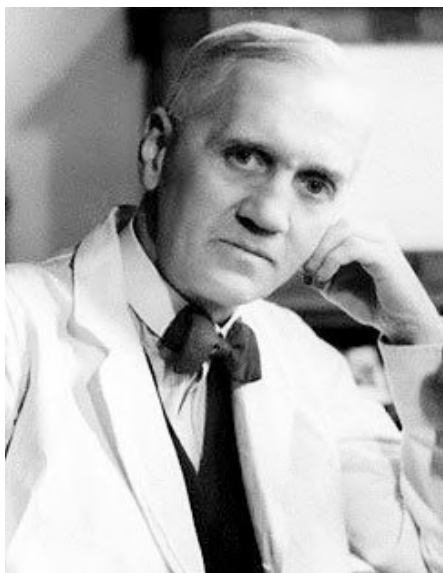
Важнейшими химическими соединениями, которые служат орудием нападения организма на другие виды или защиты от них, являются **антибиотики** и **токсины**.

Различия между этими химическими соединениями заключаются прежде всего в том, что антибиотики обладают высокой *специфичностью действия*: они подавляют развитие только определённых видов организмов, тогда как токсины обычно воздействуют на многие виды. Другая важная особенность многих антибиотиков состоит в том, что, в отличие от токсинов, они синтезируются, как правило, только *в присутствии тех организмов, против которых активны*.

Наряду с антибиотиками и токсинами существенную роль в антагонистических отношениях играют ферменты (раздел 2, гл. 5). Антибиотические вещества обнаружены у бактерий, грибов, растений, животных и человека. Рассмотрим роль этих соединений в межвидовых отношениях.

АНТИБИОТИКИ И ТОКСИНЫ ГРИБОВ И БАКТЕРИЙ

Антибиотики. Первый природный антибиотик *пенициллин* был открыт в 1928 г. английским микробиологом, лауреатом Нобелевской премии Александром Флемингом. Однако задолго до открытия А. Флеминга лечебные свойства грибов пенициллов (рис. 51), продуцентов пенициллина, описали в 1870-х гг. русские врачи Алексей Герасимович Полотебнов и Вячеслав Авксентьевич Манассеин.



Александр Флеминг (1881–1955)

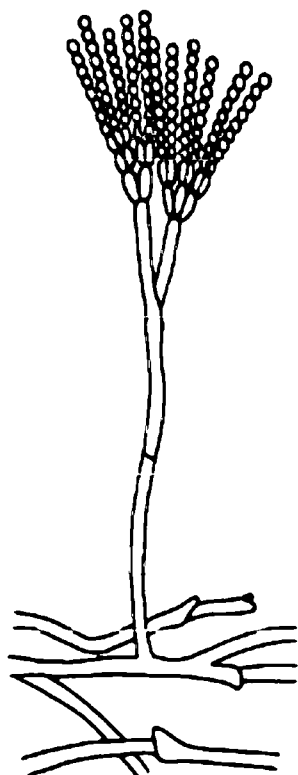
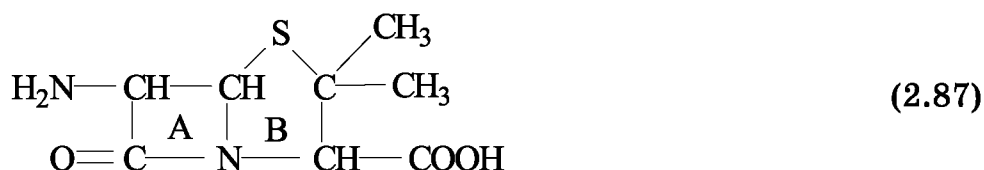


Рис. 51
Гриб пеницилл (*Penicillium*) — продуцент
антибиотика пенициллина

Грибы пенициллы (*Penicillium*) обитают в почве. С помощью антибиотиков они подавляют развитие бактерий, которые являются конкурентами этих грибов за пищу в микробных биоценозах. В медицине и ветеринарии пенициллины составляют важнейшую группу химиотерапевтических средств, используемых против бактерий — возбудителей болезней человека и животных.

В основе молекулы пенициллинов лежит 6-аминопенициллиновая кислота (6-АПК):



Молекула этого соединения включает β -лактамное кольцо (А) и тиазolidиновое кольцо (В). Один атом водорода в аминогруппе NH_2 может быть замещён на какой-либо радикал, изменяющий антимикробный спектр пенициллина. На этой основе за последние десятилетия были получены многие синтетические и полусинтетические производные пенициллина.

Антибиотическое действие пенициллинов на бактерии основано на способности этих соединений нарушать синтез гликопротеина *муреина* (см. рис. 55, формула (2.100)). Это вещество составляет основу бактериальной клеточной стенки и не встречается у других организмов.

Длительное применение пенициллина в медицине и ветеринарии вызвало появление устойчивых к нему разновидностей микроорганизмов. Устойчивые формы бактерий способны расщеплять β -лактамное кольцо в молекуле пенициллина с помощью фермента *пеницилلاзы* (β -лактамазы) и лишать антибиотик активности.

Однако ферменты пенициллазы не способны расщепить антибиотики *карбапенемы* (2.88), обнаруженные у бактерий из группы актинобактерий (прежнее название — актиномицеты), рода *стрептомицес* (*Streptomyces*), рисунок 52. Сравнение формул пенициллина и карбапенема показывает, что последний представляет собой аналог пенициллина, в котором *сера* замещена на *углерод*.

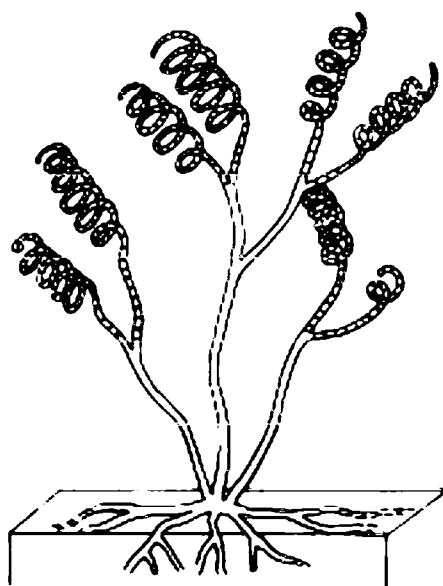
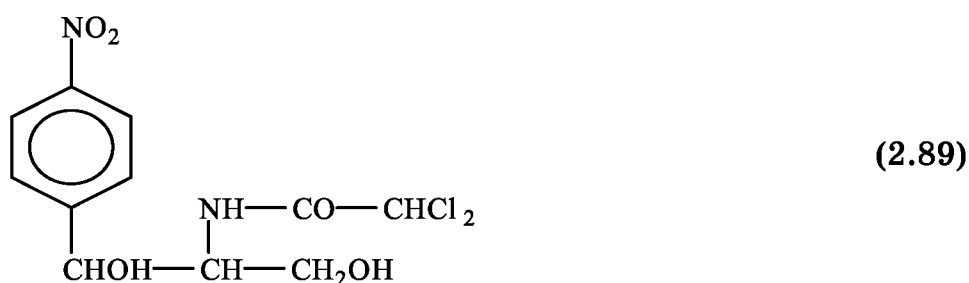


Рис. 52

Актинобактерия *стрептомицес* (*Streptomyces*) — продуцент антибиотиков

Актинобактерии являются также продуцентами антибиотика *левомецетина* (*хлорамфеникола*) — одного из немногих природных органических соединений, молекула которого содержит хлор:



Этот антибиотик подавляет синтез информационной РНК некоторых бактерий и вирусов. В результате у них нарушается процесс транскрипции (раздел 4, гл. 1) и, как следствие, блокируется синтез микробного белка. В настоящее время этот антибиотик получают синтетическим путем.

Антибиотики-гликозиды — это большая группа соединений, в составе которых присутствуют остатки углеводов (моно- или дисахаридов). К ним относится антибиотик *стрептомицин*, обнаруженный в 1944 г. у бактерий рода *стрептомицес* (*Streptomyces*) американским микробиологом, лауреатом Нобелевской премии Зelmanом Ваксманом.

Стрептомицин и другие антибиотики-гликозиды нарушают белковый синтез у бактерий благодаря взаимодействию с малыми субчастицами бактериальных рибосом. Они блокируют связывание отдельных транспортных РНК, в результате чего нарушается считывание генетического кода (раздел 4, гл. 2).

Антибиотики пептидной природы — это соединения, в которых молекулы аминокислот соединены пептидными связями. Они проявляют активность против многих видов бактерий.

Один из антибиотиков этой группы — *грамицидин S*, открытый отечественным биологом Георгием Францевичем Гаузе в 1942 г. Как и стрептомицин, этот антибиотик был обнаружен у бактерий рода *стрептомицес*, внедрён в практику здравоохранения и широко использовался на фронтах Великой Отечественной войны для лечения раневых инфекций.

Грамицидин состоит из 10 остатков аминокислот, в том числе *орнитина* (Orn), формула (2.90). Примечательно также, что в нём присутствует D-изомер аминокислоты *фенилаланина*, тогда как природные полипептиды состоят, как правило, из L-изомеров аминокислот.



Рассмотренные примеры не охватывают всего разнообразия известных науке антибиотиков, число которых достигло 10 тыс. Большой вклад в исследование антибиотиков внесли отечественные биохимики Михаил Михайлович Шемякин, Юрий Анатольевич Овчинников и другие учёные. Поиск природных антимикробных соединений активно продолжается, постоянно развивается селекция микроорганизмов — продуцентов антибиотиков, а также производство их синтетических аналогов (раздел 6, гл. 2).



Михаил Михайлович Шемякин (1908–1970)

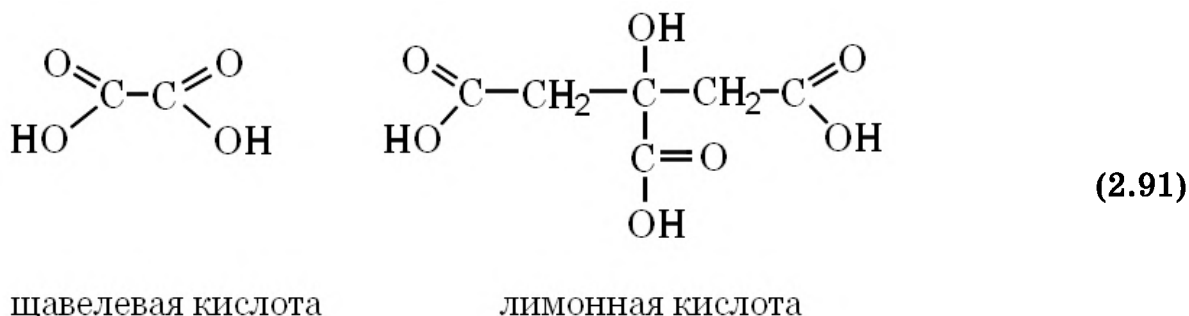


Юрий Анатольевич Овчинников (1934–1988)

Токсины. Грибные и бактериальные токсины — это химические соединения, служащие орудием нападения паразитических видов или средством их защиты от естественных врагов.

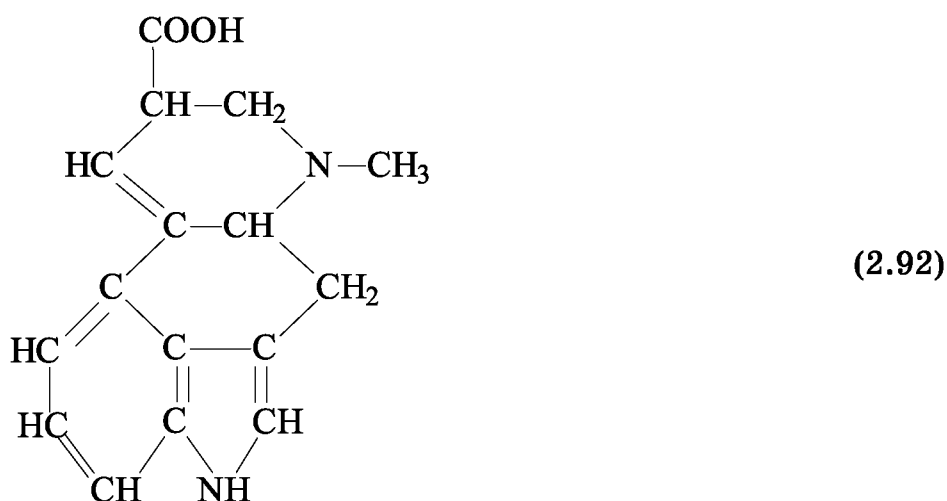
Токсины грибов носят общее название *микотоксинов*. Среди микотоксинов встречаются соединения как довольно простого химического состава, так и весь-

ма сложные. Например, *щавелевая* и *лимонная кислоты* служат орудием нападения на растения паразитического гриба *ботритиса* (см. рис. 47).



Гриб синтезирует эти кислоты в заражённых растениях (винограда, земляники, капусты, огурца, моркови и др.) в таких высоких концентрациях, что вызывает отмирание их тканей.

Болезнь человека и животных под названием «*злые корчи*», или *эрготизм*, возникает в результате отравления токсинами гриба *клявицепса* (*Claviceps purpurea*), вызывающего *спорынью злаков* (рис. 53). Ядовитые склероции гриба («рожки»), размолотые вместе с зерном, вызывают поражение нервной системы (длительные судороги рук и ног, неврозы, эпилепсию, а иногда и помешательство). Действующим веществом токсина спорыньи служит *лизергиновая кислота*:



Из формулы видно, что лизергиновая кислота — это производное гетероциклического азотистого соединения *индола* (формула (2.79)). Токсины спорыньи в организме человека или животного воздействуют на превращения в организме *адреналина*, *норадреналина* и *серотонина*, нарушают работу *медиаторов нервной импульса* (раздел 5, гл. 3) и нервной системы в целом.

Из рожков спорыньи получено полусинтетическое соединение *диэтиламид лизергиновой кислоты* (сокращённо *LSD*, или *ЛСД*). В дозе 0,25 мг ЛСД вызывает остро протекающие расстройства психики: нарушается восприятие окружающей среды и своего тела, появляются различные галлюцинации, искажается эмоциональная деятельность человека и его ориентация во времени и пространстве. Возбудитель спорыньи представляет большую опасность для здоровья человека и животных, поэтому продовольственное и фуражное зерно перед использованием обязательно проходит экспертизу на присутствие в нём этого опасного паразита.

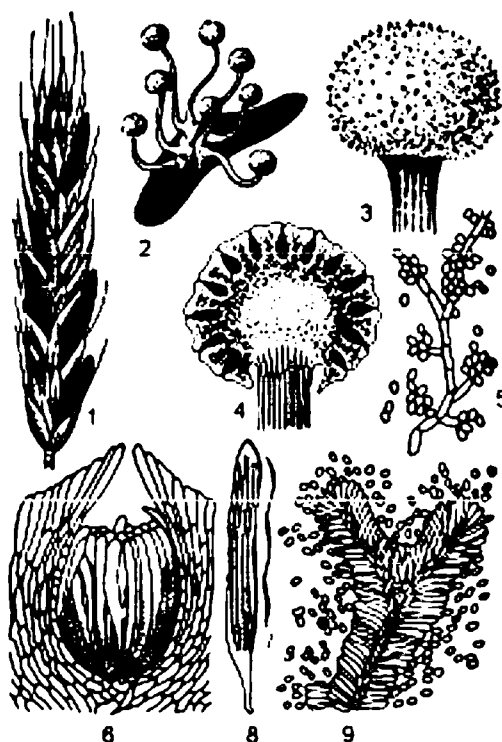


Рис. 53

Спорынья злаков:

1 — колос со склеротиями гриба *Claviceps purpurea*; 2 — прорастающий склеротий с плодоношением; 3 — головка стромы; 4 — разрез через строму; 5 — мицелий со спорами на пораженной завязи злака; 6 — разрез через плодовое тело (перитеций); 7, 8 — сумка с нитевидными спорами; 9 — конидиальное спороношение.

Отравление может наступить и при использовании в пищу ядовитых шляпочных грибов. Например, в *бледной поганке* (рис. 54) содержится смертельно ядовитый для человека токсин *фаллоидин*, не разрушающийся даже при кипячении. Этот токсин является полипептидом, состоящим из остатков 7 аминокислот:

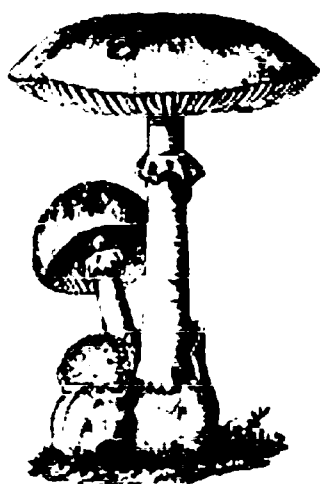
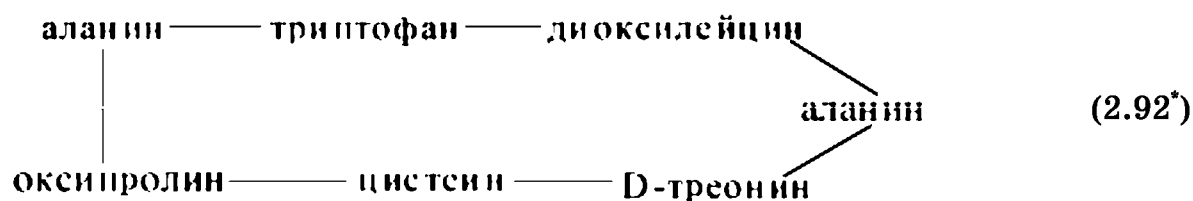


Рис. 54

Бледная поганка (*Amanita phalloides*) —
продуцент токсина фаллоидина

Не менее опасны для человека и животных токсины бактерий. Особую опасность для здоровья человека представляет *ботулинический токсин* пептидной природы, продуцируемый анаэробной спорообразующей бациллой-кловстридией (*Clostridium botulinum*). Этот токсин — сильнейший из ныне известных природных ядов. Биохимики США выделили его в кристаллическом виде и установили, что смертельная доза токсина для млекопитающих составляет 0,3 мкг на 1 кг массы тела.

Ботулинический токсин разрушает эритроциты, способствует слипанию клеток крови и образованию тромбов, гидролизует белки и липиды. Тяжелейшие пищевые отравления вызывают не только колбасные изделия и рыба, но также консервированные фрукты, грибы и овощи, в которых может размножаться эта бактерия. Токсин неустойчив к нагреванию и разрушается в течение 15 мин при температуре 80°C.

Многие природные токсины представляют собой высокополимерные белки, обладающие свойствами *антигенов*: попадая в организм животного или человека, они вызывают ответ иммунной системы в виде синтеза *антител*. Способность бактериальных токсинов (ботулинического, столбнячного, дифтерийного, гангренозного, стафилококкового) вызывать в организме человека и животного иммунную реакцию учёные используют для приготовления на их основе вакцин и сывороток.

С этой целью токсины, полученные при культивировании соответствующих видов бактерий, подвергают обезвреживанию. Обезвреженные токсины называют *анатоксинами*, или *токсоидами*. Их используют для получения антитоксических сывороток (*иммуноглобулинов*) посредством иммунизации животных (раздел 6).

Среди бактерий есть виды, которые приспособились паразитировать на насекомых и существенно влияют на динамику их численности в природных биоценозах. Такие бактерии называют *энтомопатогенными*. Наиболее известная бактерия, смертельно патогенная для насекомых, была обнаружена в 1919 г. немецким учёным Е. Берлинером в Тюрингии. Она получила название *бациллюс тюрингичес* (*Bacillus thuringiensis*).

Эта бактерия представляет собой спорообразующую палочку (бациллу), продуцирующую два токсина (*Bt-токсины*) — *экзотоксин* (он выделяется во внешнюю среду) и *эндотоксин* (он в форме кристаллов накапливается в бактериальной клетке). Оба токсина очень ядовиты для насекомых и вызывают их гибель даже при разведении 1:10⁶ и более. Между тем эти токсины безопасны для человека и позвоночных животных и поэтому могут быть использованы в сельском хозяйстве для борьбы с вредными насекомыми.

Во многих странах мира на основе этой бациллы созданы десятки микробиологических препаратов для борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. Защита от колорадского жука и капустной белянки, яблонной плодовой гнили, соснового шелкопряда и многих других вредных видов стала не только эффективной, но и экологически безопасной. Примечательно, что споры этой бациллы, оказавшись на растениях, попадают в организм только тех насекомых, которые питаются тканями растений, не причиняя никакого вреда полезным видам (например, пчёлам и другим насекомым-опылителям).

В настоящее время локализованы гены, контролирующие синтез Bt-токсинов, которые могут быть перенесены как в защищаемые растения, так и в клетки других микробов (раздел 6).

АНТИБИОТИЧЕСКИЕ СОЕДИНЕНИЯ РАСТЕНИЙ

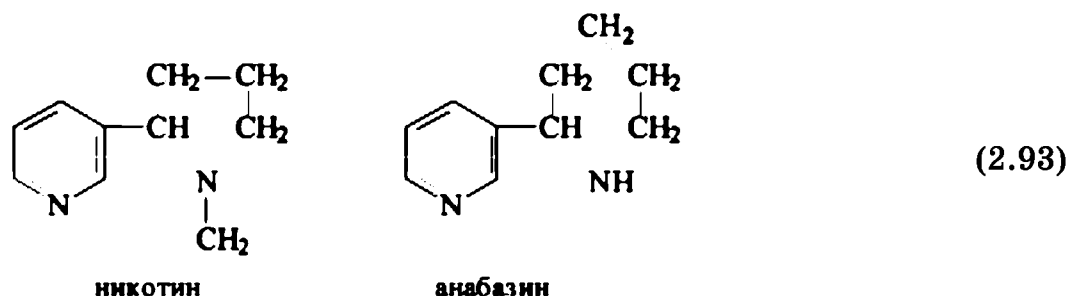
Растительные яды (*фитотоксины*) — это химические соединения различного строения, синтезируемые растениями и ядовитые для других организмов. Среди них выделяют группы *алкалоидов*, *гликозидов*, *фитонцидов* и *фитоалексинов*.

Алкалоиды — это гетероциклические азотсодержащие соединения, которые являются продуктами обмена веществ растений. Они присутствуют во многих видах растений обычно в виде солей органических кислот. Общее свойство алкалоидов — их высокая физиологическая активность по отношению к организму животного или человека. Многие алкалоиды — это *нейротоксины*, нацеленные на нервную систему. В малых дозах они оказывают возбуждающее действие, а в больших — угнетающее.

Один из широко известных алкалоидов — *кокаин*, содержащийся в листьях кокаинового куста. Этот алкалоид вначале вызывает возбуждение, а затем угнетение центральной нервной системы, в частности подавление чувствительности нервных окончаний. В медицине кокаин применяют как местное обезболивающее средство.

Другой не менее известный алкалоид — *кураре*, сильный яд, получаемый сгущением экстрактов из чилибухи и других растений семейства Логаниевых. При попадании в кровь алкалоид оказывает нервно-паралитическое действие. Кураре использовали туземцы Южной Америки при изготовлении стрел.

Растения из семейства Паслёновых табак и махорка содержат алкалоиды *никотин* и *анабазин* (2.93). Как видно из приведённых формул, эти алкалоиды являются производными азотистого основания *пиридина*.



Никотин и анабазин — это сильно действующие ядовитые соединения, влияющие на центральную и периферическую нервную систему. При отравлении этими алкалоидами смерть наступает от паралича дыхания. Никотин и анабазин в прошлом широко использовали для уничтожения вредных насекомых.

Присутствие токсичных алкалоидов в растениях существенно ограничивает видовой состав животных, способных ими питаться. Например, для колорадского жука, как и для многих других организмов, алкалоиды табака и махорки стали непреодолимым барьером. Напротив, не содержащие этих алкалоидов другие виды паслёновых растений (картофель, томат, баклажан, паслён) охотно поедаются этим насекомым.

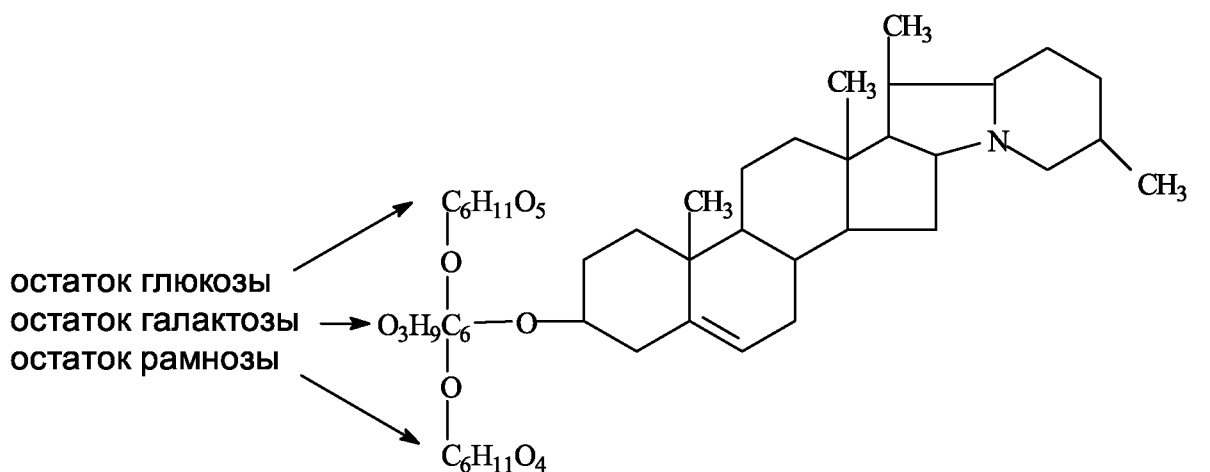
Гликозиды. Токсичность многих растений для микроорганизмов, животных и человека обусловлена присутствием в них гликозидов. Напомним, что гликозиды — это органические соединения молекулы которых состоят из углевода и неуглеводного компонента (*агликона*), соединённых *гликозидной связью* (раздел 2,

гл. 1). Если агликоном служит производное *стерола* (раздел 2, гл. 4), то такие гликозиды называют *стероидными гликозидами*.

Широко известны их разновидности — так называемые *сердечные гликозиды* (ландыша, наперстянки и других растений). Сердечные гликозиды оказывают избирательное действие на мышцу сердца, поэтому их применяют главным образом при сердечной недостаточности в малых дозах и по строгим медицинским показаниям.

Некоторые стероидные гликозиды играют важную роль в устойчивости растений к паразитическим микроорганизмам. Например, гликозиды, выделенные из томата (*томатозид*), перца (*капсикозид*) и наперстянки (*пурпуреогликозид*), существенно повышают устойчивость томата и перца к *вирусу табачной мозаики*.

Широко известен стероидный гликозид *соланин*; он придает горький вкус картофельным листьям и озеленённым клубням, что препятствует их поеданию многими фитофагами. Соланин является производным *стерола* и трёх остатков сахаров — *глюкозы*, *галактозы* и *рамнозы*:

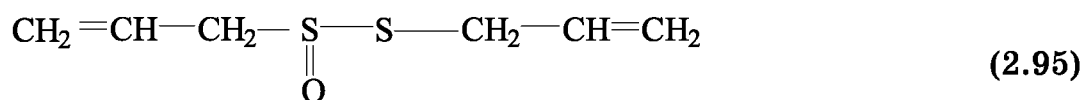


(2.94)

Фитонциды — это вещества растений, имеющие ярко выраженную антибиотическую активность. Фитонциды были открыты отечественным биологом Б. П. Токиным в 1928 г. и охарактеризованы им как вещества, убивающие одноклеточных животных, грибы и бактерии. Эти соединения, наряду с алкалоидами и гликозидами, являются одним из факторов иммунитета растений и играют важную роль во взаимоотношениях организмов в биоценозах.

Фитонциды рассматриваются как антибиотические вещества, всегда присутствующие в растениях — как в здоровых, так и в механически повреждённых или заражённых паразитами. При поранении растений количество фитонцидов в них возрастает, поскольку многие из этих веществ заключены в непроницаемые мембраны клетки.

Наиболее активные фитонциды содержатся в луке и чесноке. Из чеснока было выделено серосодержащее соединение, которое подавляет бактерии уже в разведении 1:250 000. Этот фитонцид был назван *аллицином*:



(2.95)

По своей химической природе фитоалексины весьма разнообразны. *Пизатин* (1), выделенный из гороха, — это производное кумарина (формула (2.106)). Фе-

нольными соединениями являются выделенные из картофеля *скополин* (2) и *скополетин* (3), которые в концентрации 0,025% подавляют развитие многих паразитических грибов.

Синтез фитоалексинов в растении находится под контролем генов, экспрессия которых, в свою очередь, подвержена гормональной регуляции.

АНТИБИОТИЧЕСКИЕ СОЕДИНЕНИЯ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

Устойчивость любой биологической системы во многом зависит от того, насколько эффективно она противостоит воздействию микроорганизмов и чужеродных веществ, которые могут нарушить её структурную и физиологическую целостность. Такое устойчивое, стабильное существование клетки или организма называют *гомеостазом* (от *греч.* гомоиз — подобный, стазис — спокойствие, положение).

На протяжении длительной эволюции организмы вырабатывали способы защиты своей целостности, механизмы противодействия атакам других организмов. Совокупность защитных реакций организма, направленных против генетически чужеродных объектов, в первую очередь микроорганизмов и продуктов их жизнедеятельности, называется иммунитетом (от *лат.* *immunitas* — освобождение от чего-либо).

Иммунитет организма распространяется не только на микроорганизмы, но также на погибшие или трансформированные клетки самого организма, на трансплантированные ткани и некоторые другие объекты. Все они получили общее название *антигенов* (от *греч.* анти — против, генос — рождение). Антигены — это любые чужеродные для данного организма вещества микробного, растительного или животного происхождения. Общее свойство антигенов — вызывать при попадании в организм извне (или образуясь внутри него) *иммунологическую реакцию*.

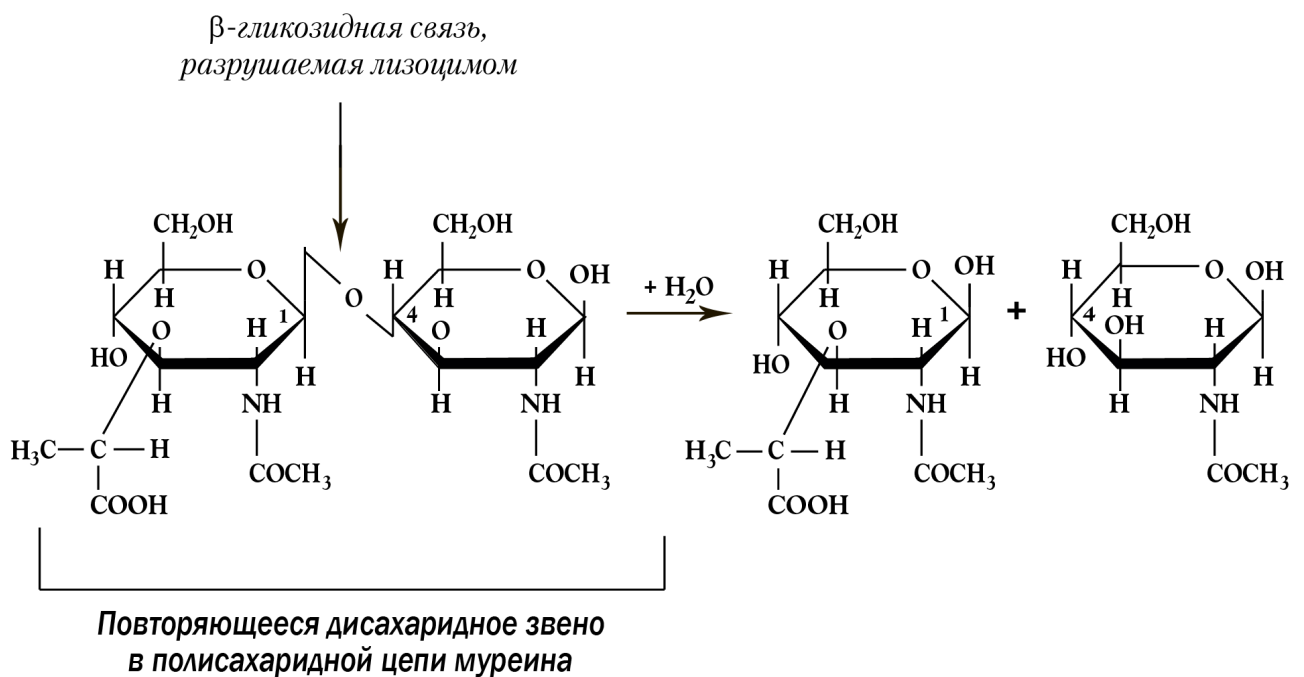
Антигенами могут быть бактерии, вирусы, грибы, клетки и ткани животных, клеточные стенки, мембраны, микробные токсины, яды многих змей и пчел, природные белковые вещества, некоторые полисахариды микробного происхождения. Антигены как генетически чужеродные вещества осуществляют запуск иммунной системы, приводят ее в активное состояние, которое проявляется в разнообразных реакциях иммунитета, среди которых — синтез в организме защитных белков *антител* (раздел 2, гл. 2).

Вследствие высокой специфичности и большой роли в защитных реакциях организма антитела широко используют как для диагностики, так и для профилактики многих болезней.

Поскольку в процессе микроэволюции структура антигенов микроорганизмов изменяется, то иммунитет к одним разновидностям паразитов может оказаться неэффективным против других. Особенно большой изменчивостью обладают вирусы, а среди них — вирус СПИДа. Уникальная антигенная изменчивость этого смертельно опасного паразита человека затрудняет специфическую профилактику ВИЧ-инфекции. Весьма высокой изменчивостью обладает и вирус гриппа. Поэтому, в частности, в случае появления новых разновидностей (штаммов) этого вируса оказываются неэффективными ранее разработанные иммунобиологические препараты.

В иммунитете животных и человека значительную роль играют синтезируемые организмом антибиотические вещества, которые сдерживают развитие микроорганизмов или убивают их. Рассмотрим некоторые из этих соединений.

Лизоцим — это ферментный белок, выделенный в 1922 г. А. Флемингом. Лизоцим представляет собой фермент из класса гидролаз, который катализирует распад гликозидной связи в молекуле гликопротеина *муреина* — структурной основы бактериальной клеточной стенки (см. рис. 55, формула (2.100)). В результате разрушения клеточной стенки бактерия погибает.



(2.100)

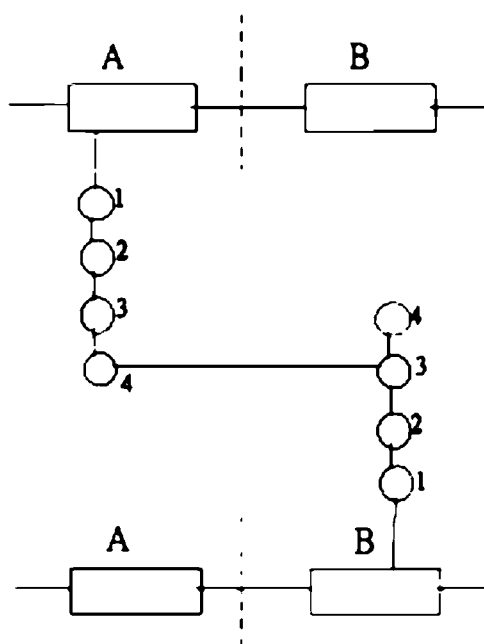


Рис. 55

Схема строения муреина бактерий:

А и В — дисахаридные звенья полисахаридной цепи муреина; 1–4 — тетрапептид, соединяющий полисахаридные цепи; пунктиром показан разрыв гликозидных связей под действием фермента лизоцима.

Этот белок-фермент служит фактором неспецифического иммунитета. Он содержит около 130 аминокислотных остатков (в лизоциме молока человека — 130, в лизоциме куриного яйца — 129) и постоянно присутствует в крови, слюне, слезах, молоке, кишечной слизи и в других секретах, жидкостях и тканях организма животного и человека. Снижение уровня лизоцима приводит к ослаблению иммунитета и возникновению инфекционных болезней. Лизоцим применяют в медицине для лечения конъюнктивита.

Интерфероны — это группа защитных белков человека и животных, которые вырабатываются Т-лимфоцитами, В-лимфоцитами, лейкоцитами крови, фибробластами в ответ на внедрение вирусов или сложных биополимеров. Они были открыты в 1957 г. английскими учеными А. Айзексом и Ж. Линдеманом в клетках цыпленка, зараженного гриппом. Интерфероны адсорбируются на мембранах клеток организма или проникают внутрь, где воздействуют на генетический аппарат клетки, подавляя репродукцию вирусов. Действие интерферонов в первую очередь профилактическое, но их нередко используют также в лечебных целях (в начале заболевания) против вирусов *гриппа, герпеса, гепатитов*.

Для мобилизации иммунной системы организма разработаны и применяются лекарственные препараты интерферонов, получаемые методами биотехнологии (раздел 6).

Иммуноглобулины — это другая важная группа защитных белков, которая служит фактором специфического иммунитета. Как и интерфероны, они появляются в организме животного или человека в ответ на инфекцию. Принципиальное отличие иммуноглобулинов заключается в их строгой специфичности: каждому виду или даже разновидности паразитического микроорганизма, проникшего в организм, соответствует особый иммуноглобулин, вырабатываемый иммунной системой.

В силу такой специфичности иммуноглобулин распознает носителя чужеродной информации (антиген), взаимодействует с его рецепторными зонами, химически связывается с ними и обезвреживает. Белки-иммуноглобулины иначе называют *антителами*, а в образовании комплекса «*антиген — антитело*» заключается их основная функция.

Способность иммуноглобулинов распознавать и обезвреживать антигены врачи-иммунологи используют для изготовления лекарственных иммунобиологических препаратов — *иммунных сывороток*.

Иммунные сыворотки, а также полученные на их основе очищенные иммуноглобулины производят из крови иммунизированных животных (лошадей, ослов, волов, кроликов и др.) или из крови иммунизированных людей (доноров). Сывороточные препараты используют для лечения больных или экстренной профилактики, когда необходимо в кратчайшие сроки обеспечить защиту организма от микроорганизмов или разнообразных токсинов (например, змеиного яда). В основе работы сывороток — связывание и нейтрализация микробных и других антигенов, которые присутствуют или могут появиться в организме человека или животного.

Эффект от сыворотки наступает немедленно после её введения и продолжается от 2 до 5 недель. Сывороточные препараты широко применяют для профилактики и лечения *ботулизма, столбняка, стафилококковых* и других инфекций.

Реакция между антигеном и антителом может протекать не только в организме животного или человека (*лат. in vivo*), но и вне его (*in vitro* — «в пробирке»). При смешивании иммунной сыворотки крови со специфическими антигенами происходит реакция *агглютинации* (склеивания), которая сопровождается образованием осадка или хлопьев. Реакция агглютинации лежит в основе разнообразных методов диагностики инфекционных болезней, получившей название *сериологической диагностики* (от *лат. serum* — сыворотка).

Комплемент. Комплемент — это сложный комплекс белков (около 20 видов) сыворотки крови, реагирующих между собой в определенной последовательности. В организме комплемент находится в неактивном состоянии и активируется обычно в момент образования комплекса «антиген — антитело». Этот комплекс обладает многосторонней активностью: участвует в освобождении организма от клеток микроорганизмов и других антигенов, в уничтожении опухолевых клеток и в других важных процессах. Комплемент был открыт лауреатом Нобелевской премии, бельгийским иммунологом и бактериологом Жюлем Борде.

ГЛАВА 9. АТТРАКТАНТЫ И ФЕРОМОНЫ

Химические соединения играют важную роль в разнообразных взаимоотношениях, которые сложились в процессе эволюции между организмами. Средствами *химической коммуникации* между организмами служат природные соединения *аттрактанты* и *феромоны*.

Аттрактанты (от лат. *attraho* — притягивать, привлекать) — это природные химические соединения, которые обладают свойством привлекать живые организмы.

Среди химических соединений этой группы выделяют *пищевые* и *половые* аттрактанты.

ПИЩЕВЫЕ АТТРАКТАНТЫ

Пища является одним из важнейших экологических факторов. В поиске пищи существенную роль играет *хеморецепция* (обоняние и вкус), посредством которой организм обнаруживает химические соединения, содержащиеся в пище. Эти химические соединения называются пищевыми аттрактантами. Рассмотрим воздействие пищевых аттрактантов на животных.

Пищевую реакцию пресноводной гидры (рис. 56) вызывает очень низкая концентрация в воде *глутатиона*. Этот пептид, образованный тремя аминокислотами (*глутаминовой кислотой*, *цистеином* и *глицином*), — одно из наиболее распространенных органических соединений в животных клетках:

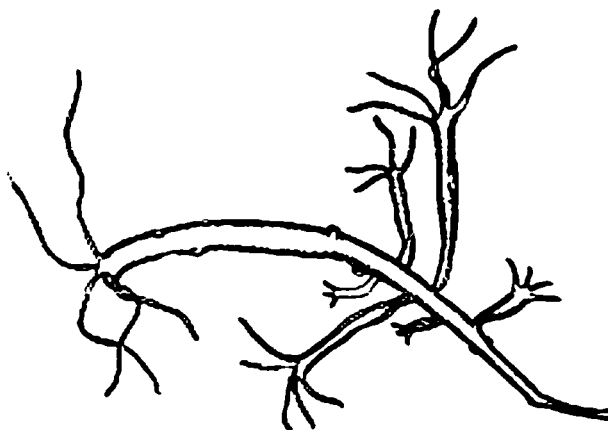
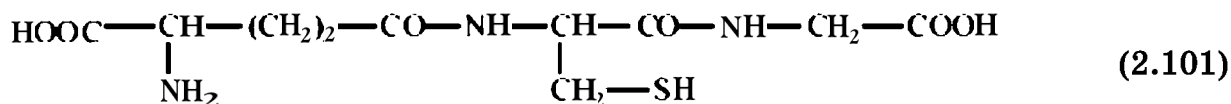
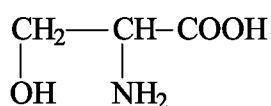
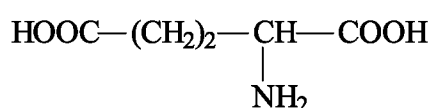


Рис. 56
Пресноводная гидра

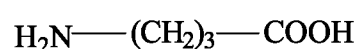
Развитой системой вкусовых рецепторов обладают *ракообразные*. В поисках пищи речные раки реагируют на растворённые в воде аминокислоты (2.102) — *серин* (1), *глутаминовую кислоту* (2) и *γ-аминомасляную кислоту* (3).



1



2

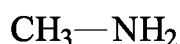


3

(2.102)

Кровососущие двукрылые (*слепни, комары*) находят теплокровных животных также с помощью хеморецепции. У кровососов обнаружен положительный хемотаксис на *диоксид углерода*: они летят в сторону высоких концентраций CO_2 . Они также обнаруживают положительную реакцию на аминокислоты, в частности на *лизин*, в разведении $1:10^7$.

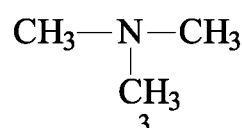
Многие виды цветковых растений приспособились к опылению насекомыми, которых привлекает их запах. Аромат некоторых цветков обусловлен присутствием в них аминов (2.103) — *метиламина* (1), *диметиламина* (2), *триметиламина* (3). Аминоидный запах характерен для цветков боярышника, рябины, калины, барбариса, бузины и других растений, обычно опыляемых мухами и жуками.



1



2

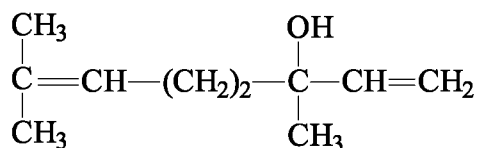


3

(2.103)

Как правило, запах цветков обусловлен другими органическими веществами — *эфирными маслами*. Они представляют собой летучие жидкости сложного химического состава, главные компоненты которых — природные углеводороды *терпены* с общей формулой $(\text{C}_5\text{H}_8)_n$.

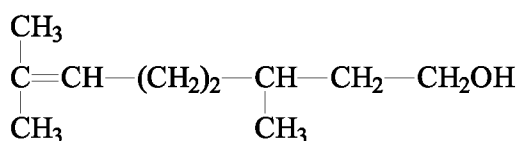
Терпены с линейной молекулой в составе эфирных масел играют незначительную роль; более распространены их производные, содержащие кислород — *альдегиды* и *спирты*, а также *циклические терпены*. Например, запахом ландыша обладает спирт *линалоол*, который содержится в цветках ландыша, в маслах апельсина и кориандра:



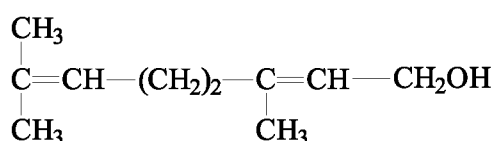
(2.104)

Различные эфиры этого спирта (уксусноокислый, муравьиноокислый, валерианоокислый) придают специфический аромат плодам персика. Линалоол и его уксусноокислый эфир используются в парфюмерии.

Главным компонентом розового масла являются спирты (2.105) — *цитронеллол* (1) и *гераниол* (2):



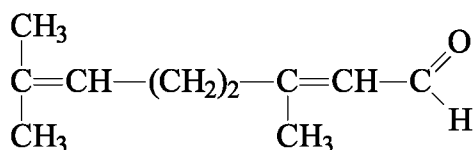
1



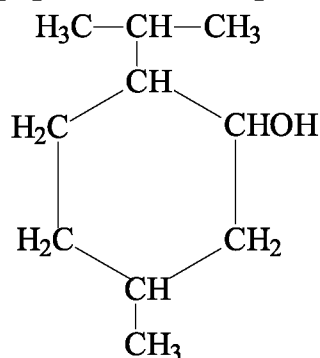
2

(2.105)

В померанцевом масле citrusовых растений содержится альдегид *цитраль* (2.106), а спирт *ментол* (2.107) составляет до 70% эфирного масла перечной мяты.

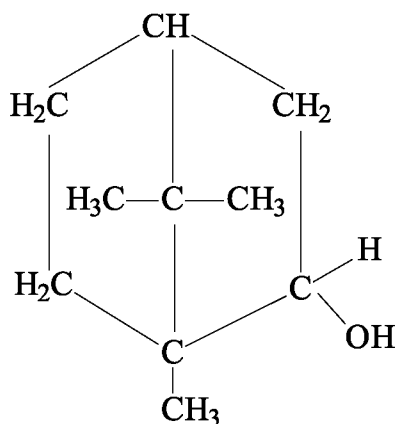


(2.106)

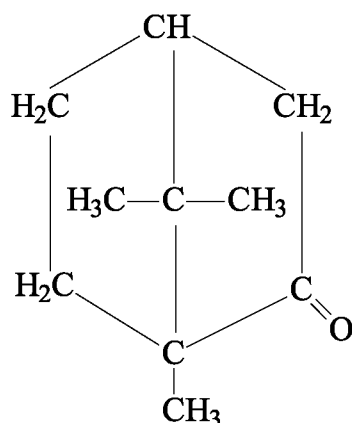


(2.107)

Бициклическими терпенами называются соединения, в которых шестичленное кольцо как бы рассекается одной связью $-\text{C}-\text{C}-\text{C}-$ (2.108). Представитель этой группы — спирт *борнеол* (1), содержащийся в лавандовом, розмариновом, пихтовом и камфарном эфирных маслах. При окислении борнеола образуется *камфора* (2), которая содержится в эфирных маслах многих растений.



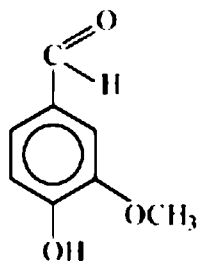
1



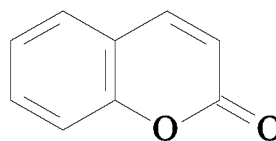
2

(2.108)

Нередко запах цветкам придают фенольные и гидроароматические соединения, например альдегид ванилиновой кислоты — *ванилин* (2.109).

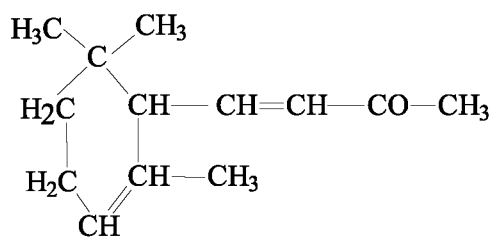


(2.109)

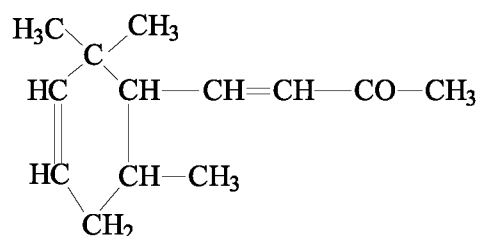


(2.110)

В цветках донника содержится гликозид *кумарин* (2.106), который придаёт приятный запах свежему селу, а аромат *фиалки* создают два гидроароматических соединения (2.111) — α -ионон (1) и его изомер ирон (2).



1



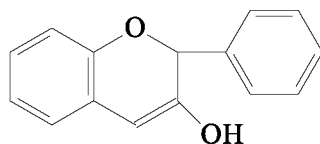
2

(2.111)

Испускание цветками запаха имеет определённую суточную периодичность. Цветки, опыляемые дневными бабочками, пчёлами и шмелями (клевера, яблони и др.), наиболее ароматны днём. Растения, опыляемые ночными бабочками (петуния, смолёвка, ослинник и др.), благоухают ночью.

Наряду с обонянием и вкусом существенную роль в поиске пищи у животных играет зрение. Так, если запах является фактором *ближнего* действия, от которого зависит посещение насекомыми-опылителями растения, то окраска цветка служит фактором *дальнего* действия. Разнообразная окраска цветков, привлекая насекомых-опылителей, имеет приспособительное значение: наряду с запахом она служит своеобразным химическим «языком общения» между представителями двух царств природы.

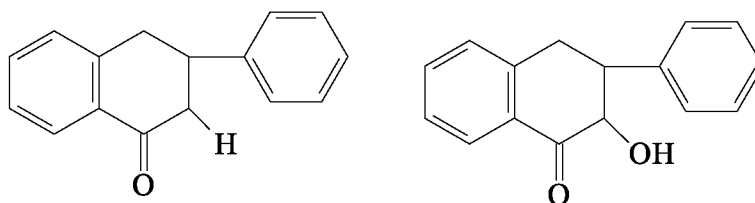
Красную, синюю и фиолетовую окраску растениям придают пигменты *антоцианы*. Они растворены в клеточном соке и наряду с другими пигментами обуславливают окраску плодов, цветков и листьев растения. По своей химической природе антоцианы — это фенольные соединения, содержащие в гетероциклическом кольце кислород:



(2.112)

В тканях растений они присутствуют обычно в соединении с моносахаридами, то есть образуют гликозиды. Антоциановая пигментация растения зависит от многих факторов. Например, окраска цветков изменяется при соединении антоцианов с металлами: Са и Mg дают синюю окраску, а К — пурпуровую; сдвиг окраски в красную сторону обусловлен присоединением метильных групп ($-\text{CH}_3$). Большое разнообразие в цветовую гамму вносят комплексы антоцианов с полисахаридами.

Жёлтые красящие вещества растений представлены другими фенольными соединениями — *флавоноидами* (2.113). Они определяют окраску, например, лютиков, купальницы, чистотела, подсолнечника и других растений.



(2.113)

Каротиноиды — это группа пигментов жёлтого или оранжевого цвета (около 70 различных соединений). По химической природе каротиноиды — это ненасыщенные углеводороды (*каротины*) или их окисленные производные (*ксантофиллы*). Например, в плодах томата содержится каротиноид *ликопин* (его формула $C_{40}H_{56}$), а все другие каротиноиды могут рассматриваться как его производные. Каротиноиды служат предшественниками витаминов группы А (раздел 2, гл. 6).

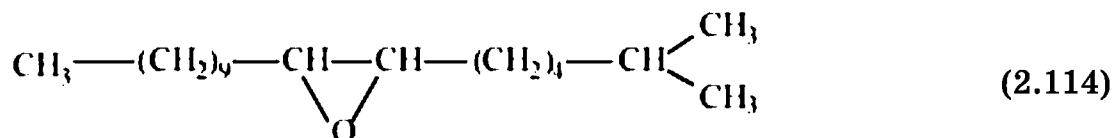
ФЕРОМОНЫ

Наряду с пищевыми аттрактантами важным средством химической коммуникации служат *половые аттрактанты*, которые являются одной из разновидностей *феромонов*.

Феромонами называются химические соединения, которые выделяются организмом во внешнюю среду и вызывают у других особей *того же вида* специфические реакции — поведенческие или физиологические.

Половые феромоны — это специфические для вида химические соединения, привлекающие особей противоположного пола и влияющие на их поведение.

Например, самцов многих насекомых привлекают специфические половые феромоны, выделяемые самками с помощью особых *пахучих желёз*. Химическая структура некоторых половых феромонов в настоящее время расшифрована. Многие из них представлены алифатическими спиртами и эфирами (соединениями с незамкнутой углеродной цепью). Таким соединением оказался половой феромон непарного шелкопряда:



Некоторым аттрактантам учёные присвоили особые названия. Например, половой аттрактант *тутового шелкопряда* (научное название этой бабочки *Bombyx mori*) называют *бомбиколом*: $\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_2-\text{CH}=\text{CH}-\text{CH}-\text{CH}-(\text{CH}_2)_8-\text{CH}_2\text{OH}$.

Для того чтобы выяснить химическое строение этого соединения, пришлось вырезать пахучие железы более чем у 300 тыс самок. В результате была экстрагирована 1 капля чистого бомбиколом массой 4 мг.

Остроту обоняния измеряют минимальной концентрацией вещества, при которой насекомое может уловить его запах, и обычно выражают числом молекул в 1 мл. У самцов тутового шелкопряда были зарегистрированы соответствующие поведенческие реакции на обдувание струей воздуха, содержавшего всего 200 молекул бомбиколом в 1 мл.

Пчелиная матка привлекает самцов (трутней) запахом секрета особых желёз, расположенных на её ротовых частях. Этот специфический запах настолько силен, что привлекает самцов на расстоянии до 1 км и побуждает их спариваться с маткой. В результате сложной, кропотливой работы учёные-биохимики выяснили, что половым феромоном, привлекающим трутней во время брачного полета, служит *транс-9-кето-2-деценивая кислота* (2.115).



В настоящее время половые феромоны некоторых видов насекомых синтезированы. Высокая биологическая активность синтетических аттрактантов позволяет использовать их для регулирования поведения пчёл, а также в *феромонных ловушках* для отлова самцов вредных видов насекомых (табл. 30).

Таблица 30

Синтетические половые феромоны насекомых и их применение

Название феромона	Обрабатываемый объект	Вид насекомого-вредителя	Цель применения
Аценол, денацил	Плодовые культуры	Восточная плодожорка	Выявление, массовый отлов и дезориентация самцов
Геранилбутират	Полевые культуры	Жуки-щелкуны	Выявление и дезориентация самцов
Диенол	Яблоня	Яблонная плодожорка	Выявление и дезориентация самцов
Вертенол	Ель	Короед-типограф	Выявление и массовый отлов самцов

Принцип действия феромонной ловушки основан на том, что самцы прилетают на запах феромона, имитирующего запах самки. Поверхность ловушки покрывают слоем незасыхающего клея, посредством которого насекомые фиксируются и остаются в ловушке. Поскольку феромон обладает высокой специфичностью, то обычно отлавливаются самцы только определённого вида насекомого, что позволяет выявить присутствие вредителя и определить его численность.

Другое направление применения феромонных ловушек — это снижение численности вредителей. Для этого ловушки в определённом количестве размещают, например, на деревьях в плодовом саду. Под влиянием полового феромона территория сада насыщается соответствующим запахом, а хеморецепторы самцов этого вида оказываются перевозбужденными. Насекомые приходят в замешательство, теряют способность ориентироваться и находить партнёров для спаривания. Неспарившиеся самки откладывают неоплодотворенные яйца, что приводит к снижению численности популяции. Такой метод борьбы с насекомыми получил название *метода дезориентации самцов*.

Феромонные ловушки можно использовать и для массового отлова самцов. В результате в популяции вредителя создаётся так называемый *самцовый вакуум*: самки лишаются половых партнеров, а откладываемые ими яйца также остаются неоплодотворенными.

Наряду с привлечением самцов у общественных насекомых (муравьёв, термитов, пчёл, некоторых ос) феромоны служат для передачи сигналов тревоги (их называют *торибонами*), а также для узнавания особей своего улья, муравейника или термитника. Нередко разнообразные феромоны животных называют *телергонами* (от греч. теле — вдали, эрго — действие). Такое название дал феромонам отечественный учёный Я. Д. Киршенблат, внёсший значительный вклад в изучение этих биологически активных соединений.

Тестовые задания

1. Какие гормоны человека относятся к полипептидам (1), а какие — к стероидам (2)?
а) глюкагон; б) инсулин; в) кортизон; г) гормон роста (соматотропный); д) тестостерон; е) вазопрессин; ж) эстрадиол.
2. Соотнесите гормоны человека и болезни, обусловленные их низкой активностью.

1) тироксин;	а) сахарный диабет;
2) инсулин;	б) бронзовая болезнь;
3) альдостерон;	в) задержка роста и развития.
4) соматотропный гормон;	
3. Какие гормоны регулируют в организме минеральный обмен (1), а какие — обмен углеводов (2)?
а) инсулин; б) альдостерон; в) кортизон; г) паратгормон; д) глюкагон; е) кальцитонин.
4. Какие гормоны растений являются стимуляторами обмена веществ (1), а какие — его ингибиторами (2)?
а) абсцизовая кислота; б) гиббереллин; в) ауксин; г) этилен (этен); д) цитокинин.
5. Соотнесите антибиотические вещества растений и виды, в которых они синтезируются.

1) никотин;	а) чеснок;
2) аллицин;	б) картофель;
3) соланин;	в) табак;
4) гексенал;	г) смородина;
5) синильная кислота;	д) дуб;
	е) черёмуха.
6. Соотнесите антибиотические вещества и синтезирующие их организмы.

1) лизергиновая кислота;	а) гриб-пеницилл;
2) грамицидин S;	б) бледная поганка;
3) пенициллин;	в) гриб-клявипецс;
4) стрептомицин;	г) бактерии.
5) фаллоидин;	
7. Соотнесите виды растений с химическими соединениями, которые они синтезируют.

1) барбарис;	а) ирон;
2) мята;	б) кумарин;
3) лимон;	в) цитраль;
4) донник;	г) ментол;
5) бузина;	д) гераниол;
6) роза;	е) метиламин;
7) ландыш;	ж) линалоол.
8) фиалка;	

8. Какие органические соединения обуславливают красную (1), синюю (2) и жёлтую (3) окраску цветков растений?
а) антоцианы; б) флавоноиды; в) каротиноиды.
9. Какие вещества, синтезируемые животными, обладают способностью привлекать особей противоположного пола?
а) половые гормоны; б) феромоны; в) антибиотики; г) витамины; д) CO_2 .
10. Какие из названных соединений служат пищевыми аттрактантами для насекомых-кровососов?
а) половые гормоны; б) CO_2 ; в) фитонциды; г) феромоны; д) кумарины.

Раздел 3

ВОДА И ЕЁ РОЛЬ В БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ

ГЛАВА 1. ВОДА В БИОСФЕРЕ

Вода — это самое распространённое химическое соединение на Земле и во всех биологических системах. Общий объём воды на нашей планете оценивается в $1,5 \cdot 10^9$ км³, а в составе организмов содержится около $2,5 \cdot 10^8$ км³. Биомасса организмов, населяющих нашу планету, в среднем на 75% состоит из воды. Её содержание в организмах приблизительно в 5 раз превышает количество воды во всех реках земного шара.

Жизнь зародилась в воде, развилась в воде и возможна лишь при её участии. Гипотеза о происхождении жизни, предложенная выдающимися биохимиками XX столетия Александром Ивановичем Опариным и английским учёным Джоном Холдейном, отводит древнему Мировому океану ключевую роль в появлении первых живых существ.

Именно здесь концентрировались аминокислоты, углеводы, липиды, минеральные и другие химические соединения, растворённые в воде. Эти процессы привели к образованию первых биополимеров — нуклеиновых кислот и белков, которые позднее объединились в надмолекулярные комплексы. Так возникли прообразы будущих клеток — *коацерваты*, или *протобионты*, эволюция которых завершилась появлением примитивных доядерных организмов — *бактерий*.

Вероятно, первые бактерии были гетеротрофными организмами. Возникший позднее в Мировом океане дефицит органических соединений привёл к появлению автотрофных фотосинтетиков — *цианобактерий* (*цианей*). *Фотоллиз воды* (раздел 2, гл. 1, уравнение реакции (2.28)), становление кислородного фотосинтеза и насыщение атмосферы Земли молекулярным кислородом (O₂) определили принципиально новое направление в эволюции живой природы (раздел 2, гл. 1).

Таким образом, «колыбелью» живой материи была *водная среда*. Поэтому до настоящего времени мы наблюдаем глубокую взаимосвязь двух водных систем — *внутренней среды организмов и Мирового океана*. Эта взаимосвязь выражается, например, в сходстве химического состава морской воды и внутренних жидкостей организмов (табл. 31).

Таблица 31

Ионный состав некоторых водных сред

Ионы, мг-экв/л	Морская вода	Мезоглея медузы	Плазма крови человека
Na ⁺	466	454	143
K ⁺	10	10	4,5
Mg ²⁺	53	51	2,0
Ca ²⁺	10	10	4,5
Cl ⁻	545	554	107
SO ₄ ²⁻	28	18	1

Примечательно, что чем примитивнее организм, тем сильнее его зависимость от водной среды. Напротив, чем выше уровень организации, тем слабее зависимость организмов от «водной колыбели». Связь с ней в настоящее время сохранили все бактерии, многие грибы, низшие растения и одноклеточные животные: их активная жизнедеятельность протекает только в воде.

ВОДА В ЖИЗНИ ГРИБОВ И РАСТЕНИЙ

Поступление питательных веществ в организм гриба или растения происходит благодаря поглощению клеткой воды с растворенными в ней питательными веществами.

В царстве Грибы почти все представители низших отделов (*Хитридиевых*, *Оомицетов*) нуждаются в жидкой воде для размножения и распространения. Специальные наружные органеллы грибной клетки (жгутики) обеспечивают активное передвижение в воде бесполой и половой спор грибов, а также их гамет. Развитие большинства других грибов может протекать только в атмосфере, насыщенной водяными парами. Общеизвестно, что массовые поражения растений грибами (*микозы*), так же как и высокие урожаи съедобных лесных грибов, приходятся на дождливые годы.

Даже устойчивые к засухе грибы пустынных областей не могут развиваться при полном отсутствии воды: их рост происходит только во время дождливого периода. Мицелий грибов обладает высокой гигроскопичностью: он интенсивно поглощает не только капельную влагу, но и водяные пары. Достаточно поместить мицелий или сухие плодовые тела грибов во влажную атмосферу, чтобы их масса увеличилась в 3–4 раза. Высокую требовательность большинства грибов к воде человек использует для подавления развития этих микроорганизмов.

Наиболее примитивные растения (водоросли) — это преимущественно водные организмы. Лишь немногие виды приспособились к обитанию во влажной почве и в других насыщенных влагой наземных местообитаниях. Но и в жизни высших растений, как и всех других организмов биосферы, воде принадлежит исключительная роль.

Вода является основным компонентом живого растения, составляя в среднем 80–90% его массы. Наиболее богаты водой сочные плоды (80–90% сырой массы), молодые корни (70–90%) и молодые листья (80–90%). Меньше всего воды в зрелых семенах: в воздушно-сухом состоянии они содержат 5–15% воды. Высушенные семена и споры находятся в состоянии *анабиоза*: обменные процессы в них сведены к минимуму и практически не улавливаются доступными методами измерения.

Активное существование растения без воды невозможно. Для нормальной жизнедеятельности растениям необходимо большое количество воды: для влаголюбивых видов (*гигрофитов*) — 65–70% сырой массы, для засухоустойчивых (*ксерофитов*) — 25–27%. Между тем в биохимических превращениях (в фотосинтезе, дыхании и других процессах) принимает участие не более 1% содержащейся в растении воды. Такая большая насыщенность водой растительных тканей во многом обусловлена многими важными функциями этого природного соединения, которые мы рассмотрим ниже.

ВОДА В ЖИЗНИ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

Тесную связь с водной средой сохранили многие представители животного мира. Одноклеточные и многие многоклеточные беспозвоночные животные — это типичные обитатели морей, озёр, рек и влажных почв. Среди хордовых животных все *оболочники*, *круглоротые* и *рыбы* — это водные организмы. В онтогенезе

многих *амфибий* и *рептилий*, особенно на начальных стадиях развития, водная среда играет важную роль.

Высшие животные и человек — это высоко насыщенные водой биологические системы (табл. 32). В организме взрослого человека содержится в среднем 65% воды по отношению к массе тела. Большая часть воды (70%) находится внутри клеток, в межклеточном пространстве — 20%, в циркулирующей крови, лимфе, спинномозговой и других жидкостях — около 10%.

Таблица 32

Среднее содержание воды в органах и тканях млекопитающих

Орган, ткань	Количество воды	
	в % от массы органа или ткани	в % от общего количества в организме
Мышцы	75	45
Кости	16–46	10
Печень	70	4
Мозг	70–84	2
Кровь	85	10

Взрослому человеку необходимо в сутки 2,5–3 л воды (питьевой и в составе пищи), поскольку приблизительно такое количество воды организм выделяет во внешнюю среду. Если температура среды обитания равна температуре тела, то суточная потребность в воде достигает 4,5 л.

Вода не только поступает в организм извне (*экзогенная* вода), но и образуется в самом организме, в основном при окислении органических веществ. Такую воду называют *эндогенной* водой. Подсчитано, что при полном окислении 100 г жиров образуется 107 г воды, 100 г углеводов — 55 г воды, 100 г белков — 41 г воды. За одни сутки в организме человека накапливается в среднем 350 мл эндогенной воды.

Эндогенная вода имеет большое значение для животных, лишённых питьевой воды на длительное время (например, в пустынях, степях, при зимней спячке), а также для тех насекомых, которые в процессе развития проходят фазу покоя (куколки).

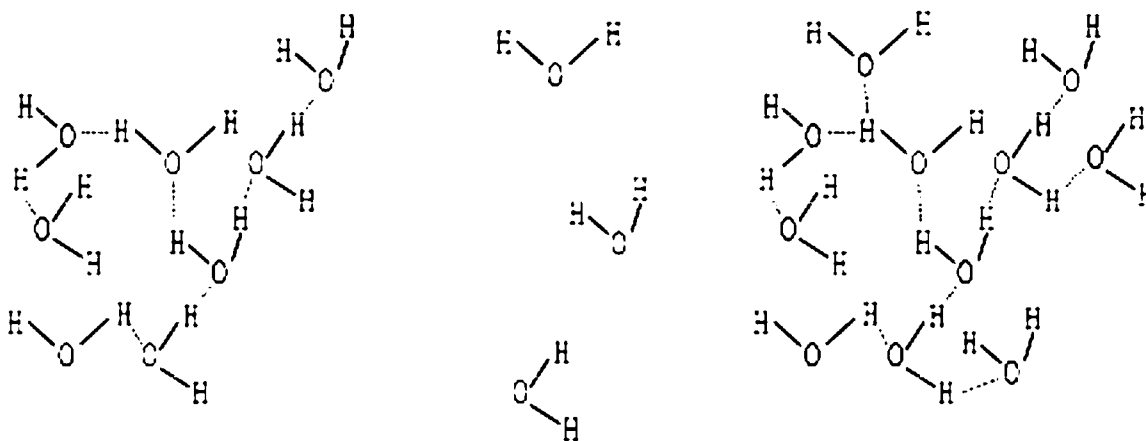
Не менее важна эндогенная вода и для растений. Семена многих растений засушливых областей нашей планеты содержат большой запас жиров (см. табл. 23). В прорастающих семенах жиры окисляются и образуется эндогенная вода, которая обеспечивает начальное развитие проростка.

ГЛАВА 2. СВОЙСТВА И ФУНКЦИИ ВОДЫ В ОРГАНИЗМАХ

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ВОДЫ

Как известно, вода может находиться в трёх агрегатных состояниях — газообразном, жидком и твёрдом. В каждом из них структура воды имеет особенности, обусловленные строением её молекулы.

В результате смещения электронной плотности в молекуле воды к атому кислорода между соседними молекулами воды возникают *водородные связи* (рис. 57). Каждая такая связь оценивается в 16–20 кДж/моль. Этой энергии вполне достаточно для создания *прочной*, но в то же время очень *динамичной*, подвижной *надмолекулярной структуры*:



Рои молекул воды

Рис. 57

Структура воды (пояснения в тексте)

В результате благодаря водородным связям в воде образуются *скопления* (или *рои*) молекул, объединённых друг с другом. Время жизни молекул в роях составляет 10^{-10} с. По истечении этого срока прежняя структура воды в результате теплового движения разрушается и возникает новая структура, с иным распределением роёв. Предполагается, что в образовании подобных роёв участвует до 70% всех молекул воды.

Именно такая структура лежит в основе уникальных физико-химических свойств воды, выделяющих её среди прочих жидкостей. Учёные обнаружили резкие изменения свойств воды и происходящих в ней биохимических процессов при температурах 0, 15, 30, 45 и 60°C. Причём оказалось, что *в интервале от 30 до 45°C структура воды наиболее благоприятна для гидратации биоорганических молекул, в частности белков*. Вероятно, эти свойства воды сыграли существенную роль в появлении на нашей планете теплокровных (*гомойотермных*)

животных. Как известно, у большинства таких организмов температура тела лежит в названных пределах.

Проследим, как влияют физико-химические свойства воды на её функции в биологических системах.

1. Вода имеет высокую **теплоёмкость**. Огромные массы океанской воды поглощают или излучают колоссальное количество тепла без заметных температурных изменений. Это имеет исключительное значение для формирования стабильных погодных и климатических условий как элементов биосферы Земли. Столь же существенно это свойство воды и для терморегуляции организмов.

2. Вода обладает высокой **теплопроводностью** и тем самым обеспечивает в организме равномерное распределение теплоты между его тканями и органами.

3. Вода практически не сжимается, благодаря чему в клетках и тканях создается **тургорное давление**. Оно определяет объём и упругость клеток, тканей и органов.

4. Вода обладает высокой **теплотой парообразования**. Поэтому испарение воды обеспечивает охлаждение поверхности организмов, что предохраняет их от перегрева. В то же время это свойство воды препятствует большой потере воды организмом при повышении его температуры.

5. Вода по сравнению с другими растворителями имеет высокую **теплоту плавления** и повышенную **точку замерзания**. Это служит предохранению биологических систем от замерзания.

6. Вода по сравнению с другими гидридами (HCl , HF , NH_3) имеет аномально высокую **температуру кипения**, что позволяет ей находиться в обычных земных условиях в жидком состоянии и выполнять в биологических системах свои функции.

7. Вода обладает высоким **поверхностным натяжением**. Поэтому она оказывает ключевое влияние на такие процессы, как, например, деление клеток, движение бактерий, фагоцитоз, транспорт веществ по капиллярам растительных и животных организмов, абсорбцию и другие поверхностные явления в биологических системах.

8. Вода сравнительно **прозрачна** для видимой части солнечного спектра. Это обеспечивает возможность фотосинтеза у водных организмов (растений и фотосинтезирующих бактерий). В то же время вода **поглощает** инфракрасную (тепловую) радиацию, предохраняя организмы от перегрева.

Столь же эффективно водная среда защищает организмы от губительных ультрафиолетовых лучей. Именно поэтому в минувшие геологические эпохи, до насыщения атмосферы Земли кислородом (O_2) и появления защитного озонового слоя, жизнь была ограничена Мировым океаном (раздел 1, гл. 1).

9. Большая **диэлектрическая постоянная** воды определяет **электролитическую диссоциацию** тех химических соединений, которые способны распадаться на ионы. Попадая в поле действия иона, молекула воды образует вокруг него оболочку, прежняя структура воды разрушается и возникает новая. Поэтому на свойства воды большое влияние оказывают находящиеся в ней химические соединения — как органические, так и неорганические.

Одни ионы (K^+ , NH_4^+ , Cl^- , I^- , NO_3^-) усиливают подвижность молекул воды и снижают гидратацию, то есть **ослабляют связывание воды** другими веществами. Напротив, ионы Na^+ , Li^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Ba^{2+} , SO_4^{2-} обладают положительной гидратацией, они **усиливают связывание воды**.

Аналогичные взаимодействия наблюдаются между водой и биоорганическими молекулами. Способностью к электростатическому притяжению воды обладают как ионизированные группы ($-\text{NH}_3^+$, $-\text{COO}^-$), так и гетерополярные ($-\text{COOH}$, $-\text{OH}$, $-\text{CONH}_2$, $>\text{CO}$, $-\text{SH}$, $>\text{NH}$). Эти радикалы придают органическим молекулам *гидрофильные* свойства, то есть способность притягивать (связывать) воду.

Гидрофобными (водоотталкивающими) свойствами обладают неполярные группы биоорганических молекул. Они имеются, например, в молекулах аминокислот: *аланина* ($-\text{CH}_3$), *валина* ($-\text{C}_3\text{H}_7$), *фенилаланина* ($-\text{C}_6\text{H}_5$), липидов (раздел 2, гл. 4) и многих других соединений.

Сближение подобных неполярных групп приводит как бы к выталкиванию молекул воды из области их взаимодействия. Это стабилизирует, с одной стороны, молекулу органического соединения, например белка, а с другой — структуру самой воды. Такое явление получило название *гидрофобной гидратации*, а взаимодействия между неполярными участками молекул называют *гидрофобными взаимодействиями*, или *гидрофобными связями* (см. рис. 29).

Связанная вода располагается вокруг гидрофильных радикалов в виде сферы, состоящей из нескольких слоёв молекул. Доля связанной воды в клетках и тканях составляет около 40%. Степень гидрофильности или гидрофобности зависит от количества соответствующих химических группировок на поверхности макромолекулы и характера их расположения.

Например, одна молекула белка связывает 850–1000 молекул воды. Отнятие у белков связанной воды сопровождается изменением их третичной структуры, которая определяет индивидуальность этих важнейших биологических полимеров (раздел 2, гл. 2).

Степень связанности воды с биоорганическими молекулами может быть различной. *Прочносвязанная* вода, которая наподобие чулка обтягивает макромолекулу, резко изменяет свои физико-химические свойства. Она, например, замерзает при низких температурах (-25°C и ниже) и не способна служить растворителем.

Определённая ориентация молекул воды около полярных групп биоорганических молекул создаёт условия для возникновения водородных связей с соседними молекулами воды, вследствие чего её структура упрочняется. С появлением на вооружении учёных физических методов исследования биологических систем (*ядерно-магнитного резонанса*, *электронно-парамагнитного резонанса* и др.) появилась возможность изучить состояние воды, подвижность её молекул, образование водородных связей.

Патологические изменения в клетках (воспалительные процессы, образование раковых клеток и др.) изменяют физико-химические свойства биологической среды. Они влияют и на гидратацию биоорганических молекул — белков, углеводов и др. Такие изменения могут быть выявлены с помощью названных физических методов, что лежит в основе диагностики злокачественных опухолей и других патологий организма.

ВОДА В КЛЕТКЕ

Функции воды. Физико-химические свойства воды в первую очередь определяют её роль в обмене веществ на уровне клетки. Как известно, важнейшими регуляторами обменных процессов служат наружные и внутренние *мембраны*

клетки. В их формировании и функционировании роль воды исключительно важна.

Клеточные мембраны на 25–30% состоят из воды, которая структурно связана с белками и с полярными частями фосфолипидов. Мембраны формируются только благодаря гидрофобным взаимодействиям неполярных частей липидных молекул. В результате таких взаимодействий образуется двойной слой липидов (*билипидный слой*), в котором полярные (*гидрофильные*) концы молекул липидов ориентированы наружу, а неполярные (*гидрофобные*) — внутрь мембраны (см. рис. 37).

Проницаемость мембран для молекул в значительной степени зависит от характеристики билипидного слоя и конфигурации белковых молекул, что, в свою очередь обусловлено насыщенностью их водой. При обезвоживании мембраны происходит изменение ее структуры, закрытие гидрофильных пор и снижение проницаемости (рис. 58).

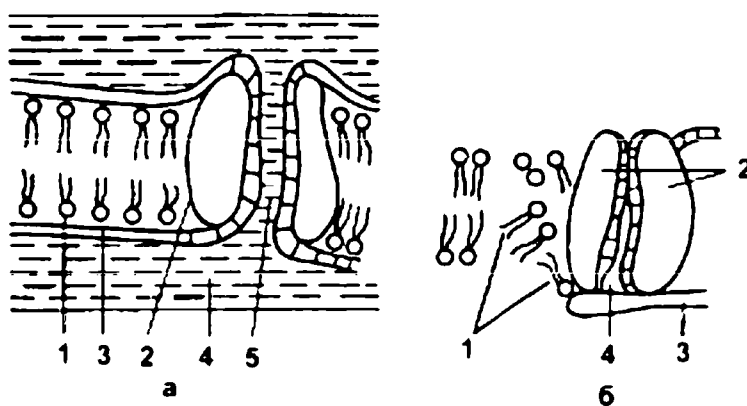


Рис. 58

Структура гидратированной (а) и обезвоженной (б) плазматической мембраны клетки:
1 — липиды; 2 — белки; 3 — связанная вода; 4 — свободная вода; 5 — пора в мембране.

Различным частям клетки свойственна разная гидратация. Клеточные стенки бактерий, растений и грибов на 10–25% состоят из воды. Содержание воды в органеллах клеток колеблется в среднем от 50 до 70%, а в матриксе цитоплазмы (*гиалоплазме*) возрастает до 90–98%.

Вода образует **структуру цитоплазмы**. Белки, нуклеиновые кислоты, мембраны, органеллы клетки могут сохранять своё строение только при поддержании водородных связей с молекулами воды. Когда температура чрезмерно повышается, водородные связи разрываются и структура органических макромолекул нарушается. Поэтому жизнедеятельность клетки возможна лишь в ограниченном температурном диапазоне.

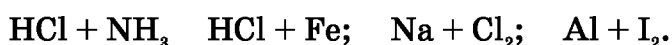
Нормальная деятельность органелл клетки осуществляется лишь в условиях достаточной насыщенности их водой; содержание воды непосредственно влияет на активность обменных процессов. Например, молекулы ДНК сохраняют свои природные свойства, если на 1 г сухой нуклеиновой кислоты приходится не менее 0,6 г воды. От насыщенности водой митохондрий зависит активность протекающего в них синтеза АТФ — *окислительного фосфорилирования* (раздел 2, гл. 2); а высокая гидратация рибосом — обязательное условие синтеза в них белка (раздел 4, гл. 2).

Вода является той средой, в которой распределены молекулы основных биополимеров клетки. Поэтому вода непосредственно участвует в формировании *золей* и *гелей* цитоплазмы. Трансформация золей в гели и обратно обуславливает

важные биологические явления (тургор тканей и тропизмы у растений, мышечные сокращения у животных, движение цитоплазмы, деление клеток и др.).

Обладая низкой вязкостью, подвижностью и хорошей растворяющей способностью, вода выполняет в клетке *транспортную функцию*, обеспечивая перенос веществ через наружные и внутренние клеточные мембраны. Обмен воды в клетке протекает довольно интенсивно: в среднем за 1 мин клетка обновляет половину своей воды (время полубомена воды). По этому показателю вода значительно превосходит многие ионы и биоорганические молекулы.

Вода способна выполнять *функцию катализатора*. Например, в отсутствие воды не протекают следующие реакции:



Однако добавление воды вызывает активное взаимодействие этих веществ. Если в роли катализатора выступает ион OH^- , то в водных растворах происходит *щелочной катализ*, если ион H^+ — то *кислотный катализ*. Роль протона (H^+) в этих процессах мы рассмотрели выше (раздел 1, гл. 3).

Вода вступает в химическое взаимодействие со многими простыми и сложными веществами. В биологических системах очень важны реакции *гидролиза* (пептидов, липидов, нуклеотидов), которые идут без изменения степеней окисления и ускоряются ферментами *гидролазами* (раздел 2, гл. 5). Например, обратимый гидролиз АТФ служит ключевой реакцией энергетических процессов в клетке (см. рис. 10).

Вспомним о важнейшей роли воды в реакциях фотосинтеза (раздел 2, гл. 1, раздел 2, гл. 4). Фотохимическое разложение воды (фотолиз) служит источником активных частиц, которые обеспечивают энергией последующие синтетические процессы в растении (уравнения реакций (2.28)–(2.30)).

Роль воды в повреждении клетки. Высокая гидратация — обязательное условие нормального функционирования клетки. Но, как ни парадоксально, именно высокое содержание воды порой оказывается для клетки губительным. Такое явление мы наблюдаем, например, при воздействии на клетку сильных источников энергии.

Молекула воды обладает высокой термодинамической стабильностью и при низких температурах не подвергается разложению на кислород и водород. Для того чтобы такое разложение произошло, необходимо затратить очень большое количество энергии (575 кДж/моль). Источником этой энергии может служить *γ-излучение* или *ультрафиолетовая радиация*, под воздействием которых происходит распад воды, получивший название *радиолиза воды*. Поскольку в биологических средах вода является доминирующим химическим соединением, то именно она становится мишенью для проникающей радиации.

Химизм радиолиза воды заключается в следующем. Молекула воды, поглотив γ -квант, переходит в возбужденное состояние (HON^*) и распадается на *свободные радикалы* — водородный и гидроксильный:

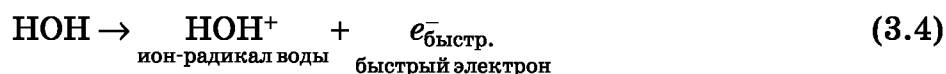


Далее эти свободные радикалы могут претерпеть следующие превращения:



Таким образом, в результате этих реакций в клетках появляются: *свободные водород-радикал, гидроксил-радикал, молекулярный водород* (активный восстановитель) и *пероксид водорода* (сильный окислитель). Эти частицы могут атаковать биоорганические соединения (белки, нуклеиновые кислоты, липиды клеточных мембран и др.), нанося им необратимые повреждения. Особое значение приобретают реакции радикалов с нуклеиновыми кислотами, которые могут привести к возникновению различных мутаций, вплоть до выпадения целых фрагментов в молекуле ДНК.

Другой вредный для организма продукт радиоактивного распада воды — это *супероксид-анион-радикал* (раздел 1, гл. 3), который появляется при захвате кислорода крови так называемого быстрого электрона, выбитого из молекулы воды при радиолизе:



Ион-радикал воды далее может реагировать с молекулой воды. Это приводит к образованию уже знакомого нам гидроксил-радикала, а также *катиона гидроксилия*, который существенно нарушает кислотно-основной баланс клетки:



Таким образом, радиолиз воды является источником целой плеяды активных частиц, которые появляются в клетке и катастрофически нарушают её окислительно-восстановительный и кислотно-основной балансы. Поэтому *радиолиз воды является первичной причиной лучевого поражения организма*.

Примечательно, что разрушительные изменения под действием радиации возрастают с увеличением содержания воды в тканях организма. Семена растений с содержанием влаги не более 20% проявляют большую устойчивость к действию облучения, чем свежие листья и цветки, содержащие 80–90% воды. Защиту клетки от радиации обеспечивают химические соединения, получившие название *радиопротекторов* (раздел 1, гл. 3).

Высокое содержание в клетках свободной воды обуславливает её чувствительность и к другому повреждающему фактору — отрицательным температурам. Поэтому довольно часто наблюдается обратная зависимость холодостойкости организма от содержания в его тканях воды. Особенно ярко такая зависимость прослеживается в организме растений и *пойкилотермных* (холоднокровных) животных.

Например, насыщенные водой листья многих растений погибают уже при температуре $-5...-10^\circ\text{C}$, а сухие семена, имеющие влажность 12–14%, могут выносить глубокое замораживание (до -196°C). Это явление учёные используют, в частности, для длительного низкотемпературного хранения семян ценных культурных растений.

Активные гусеницы *стеблевого мотылька* при содержании воды в теле 67–69% имеют критическую точку $-11...-15^\circ\text{C}$. Особи этого насекомого, пребывающие в анабиозе и содержащие лишь 56–57% воды, выносят температуру $-21...-25^\circ\text{C}$ (рис. 59).

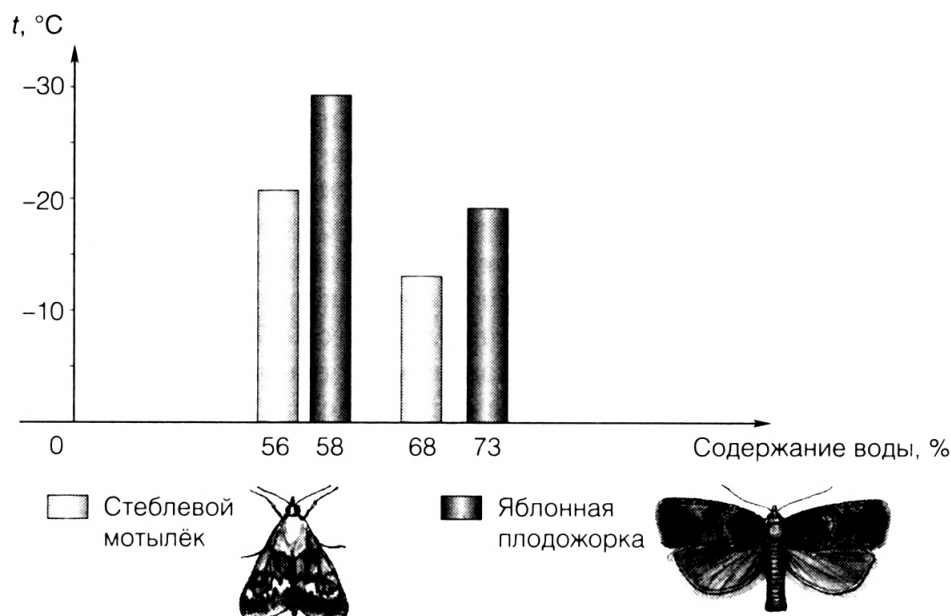


Рис. 59

Влияние содержания воды в тканях насекомых на их холодостойкость

Примечательно, что холодостойкость организма можно повысить искусственно, подвергнув его обезвоживанию. Например, подсушивание личинок *комнатной мухи* всего лишь на 4% понижает точку переохлаждения с -12 до -22°C . Уменьшение содержания воды в теле животных, готовящихся к зимовке, — широко известное явление. Например, гусеницы *яблонной плодожорки* (они делают яблоки червивыми) в июле содержат 72% воды, а в августе, в начале периода покоя, — лишь 58%.

Как оказалось, губительное для клеток действие низких температур главным образом связано с кристаллизацией воды, то есть с образованием льда. Лёд может образовываться как в цитоплазме, так и в межклеточном пространстве. Постепенное снижение температуры приводит к образованию кристаллов льда преимущественно в межклетниках, что само по себе не влечёт гибели клеток. Однако образующийся здесь лёд оттягивает из клеток воду. Таким образом, кристаллический лёд действует на цитоплазму как сухой воздух (подобно его воздействию на продукты холодильника).

В результате чрезмерного обезвоживания резко изменяются осмотические свойства и кислотность цитоплазмы. Кроме того, она подвергается механическому сжатию кристаллами льда (подобное давление испытывают, например, стенки бутылки с замёрзшей водой). Чрезмерное накопление кристаллов льда в межклетниках или в цитоплазме приводит к её коагуляции, денатурации коллоидов, механическим повреждениям мембранных и иных структур.

Холодостойкие организмы реагируют на понижение температуры усилением синтеза защитных химических соединений, которые получили название *криопротекторов*. Криопротекторами служат гидрофильные белки, моно- и олигосахариды (например, сахароза), полярные молекулы липидов и др. Многие из этих веществ увеличивают в клетке количество связанной воды, а содержание свободной воды, напротив, уменьшают.

Кроме того, интенсивный распад полисахаридов (гликогена, крахмала) на моно- и дисахариды (раздел 2, гл. 1) обуславливает повышение осмотического

давления и снижает температуру замерзания цитоплазмы. Сахара образуют гидрофильные связи с белками цитоплазмы, увеличивая водоудерживающую силу коллоидов клетки. В результате связанная ими вода не замерзает и не транспортируется, оставаясь в клетке.

Таковы механизмы защиты клетки от свободной воды — жизненно необходимого химического соединения, которое в экстремальных условиях нередко становится причиной необратимых повреждений.

ВОДА В ОРГАНИЗМЕ

Одна из важнейших функций воды в организме — это *транспорт веществ*. Циркулируя в организме, вода доставляет клеткам необходимые им вещества и одновременно удаляет продукты жизнедеятельности. Благодаря циркуляции воды обеспечивается химическая взаимосвязь между клетками в пределах ткани, между тканями в пределах органа, между различными органами. В итоге осуществляется координация физиологических процессов в организме, его функционирование как *единой биологической системы*.

В организме высших растений и животных в процессе эволюции возникли специализированные проводящие системы, которые взяли на себя основные функции по транспорту водных растворов на значительные расстояния (*дальний транспорт*). На небольшие расстояния перемещение растворённых веществ может осуществляться непосредственно по живым клеткам организма (так называемый *ближний транспорт*).

Растения. Вода поступает в растение из почвенного раствора благодаря поглонительной деятельности корня. Этому способствует большая поверхность корневой системы, которая обычно в 140–150 раз превышает площадь надземных органов растения.

Уникальная поглонительная способность корней связана с наличием в них большого количества точек роста. Если в стебле доля образовательной ткани (*меристемы*) составляет лишь 1% от массы органа, то в корне — 10%. Большую роль играет и положительный *гидротропизм* корня — способность его растущих частей изгибаться в сторону более влажных участков почвы.

Поглощение клетками корня воды обеспечивается благодаря интенсивному *набуханию* цитоплазмы и клеточных стенок, *капиллярному эффекту*, а также высокой *концентрации клеточного сока*. Набухание цитоплазмы происходит за счёт гидратации белков, нуклеиновых кислот и углеводов, а набухание клеточных стенок — благодаря гидратации пектиновых веществ и других полисахаридов, входящих в их состав. Капиллярный эффект создают *микрофибриллы* и *мицеллы* клеток корня.

Осмотическое давление создают растворённые в воде различные соли, сахара, органические кислоты и другие соединения. Суммарная концентрация этих соединений варьирует от 0,2 до 0,8 моль/л. Они находятся в вакуоли клетки и создают *осмотический потенциал* клеточного сока, измеряемый сотнями атмосфер. Например, осмотическое давление в тканях прорастающих семян достигает 400 атм.

Так создается *корневое давление*, благодаря которому вода с растворёнными в ней минеральными веществами подаётся по сосудам ксилемы в надземные орга-

ны. Скорость её движения в травянистых растениях составляет 10 м/ч, в древесных — 25 м/ч.

Существенную роль в обеспечении тока воды играет *транспирация*, в результате которой вода из жидкого состояния переходит в парообразное. Транспирация регулируется движением устьиц (степенью их открытости). Этот процесс, в свою очередь, зависит от интенсивности света, гидратации тканей листа, концентрации CO_2 в межклетниках и температуры воздуха.

Важное звено в обмене веществ в растении — транспорт растворенных в воде органических соединений. Он обеспечивает перенос различных продуктов фотосинтеза из листьев в стебель, корень, цветки, плоды, клубни и другие органы растения.

Углеводы перемещаются по растению в основном в форме *сахарозы*. У растений из семейств злаковых, лилейных и некоторых других, кроме сахарозы, транспортируются олигосахариды, состоящие из остатков *фруктозы*. Азотистые вещества транспортируются в растениях преимущественно в виде аминокислот и их амидов. В соке сосудов присутствуют также органические кислоты, низкомолекулярные белки, витамины, а также гормоны.

Органические соединения перемещаются по сосудам довольно быстро — со скоростью 20–100 см/ч. Например, у двудольных растений через 1 см² поперечного сечения сосудов за 1 мин проходит 0,2–0,5 г сухого вещества. Транспорт растворённых в воде органических соединений требует затрат энергии, источником которой обычно служит АТФ.

Примечательно, что органические вещества передвигаются по сосудам флоэмы в двух направлениях — вверх и вниз. Вверх перемещаются продукты фотосинтеза, например из листьев в цветки и плоды, а вниз — в подземные органы (корни, клубни, луковицы). Этим флоэма отличается от ксилемы, где поток веществ направлен только вверх. Одновременное перемещение по флоэме веществ в противоположных направлениях происходит по разным ситовидным трубкам.

Животные и человек. В организме животного и человека, как и в растениях, различают внутриклеточную воду (она входит в состав цитоплазмы клеток) и внеклеточную воду, или воду внутренней среды организма. В организме позвоночных животных и человека основными внутренними жидкостями служат кровь, лимфа, межклеточная и спинномозговая жидкости. На их долю приходится 28% всей воды организма. У беспозвоночных животных (кольчатых червей, членистоногих, моллюсков) функции крови и лимфы совмещает гемолимфа, циркулирующая в сосудах тела.

Кровь и лимфа в организме позвоночных животных и человека и гемолимфа в организме беспозвоночных выполняют многие важные функции. В первую очередь это транспортная, выделительная, регуляторная и защитная функции. Для многих организмов важна и такая функция внутренних жидкостей, как распределение теплоты.

Кровь. В организме взрослого человека содержится около 5 л крови (в среднем 6–9% от массы тела). Часть крови циркулирует по кровеносным сосудам (40–50%), а часть её находится в капиллярах печени, селезёнки, лёгких и кожи, образующих так называемое депо крови.

Повышение температуры тела, мышечная работа, удушье, сильные переживания, введение в кровь гормона адреналина вызывают увеличение циркули-

рующей крови за счёт крови, выбрасываемой из депо. Скорость кровотока в аорте составляет 50 см/с, в венах — 25 см/с, а в капиллярах — лишь 0,5 мм/с. Наименьшее время, за которое кровь проходит через весь круг кровообращения, составляет у человека 21–22 с.

Кровь состоит из плазмы (55–60%) и взвешенных в ней клеток – эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов (40–55%). Плазма крови на 90–92% состоит из воды. Она содержит 8–10% органических и неорганических веществ: белки, глюкозу, аминокислоты и другие низкомолекулярные органические соединения, а также электролиты (табл. 33).

Таблица 33

Содержание некоторых веществ в крови и моче

Соединения, ионы	Содержание (%)	
	в плазме крови	в моче
Вода	90–92	95–96
Мочевина	0,03	2,0
Мочевая кислота	0,004	0,05
Глюкоза	0,1–0,12	0
Белок	7,0–8,0	0
K ⁺	0,002	0,15
Na ⁺	0,32	0,35
PO ₄ ³⁻	0,009	0,15
SO ₄ ²⁻	0,002	0,18

В плазме крови находятся продукты обмена — мочевина, мочевая кислота, аммиак и др. Азот, содержащийся в этих веществах, в отличие от азота белковых молекул, называют остаточным или небелковым азотом.

Осмотическое давление плазмы крови у человека составляет около 8 атм (у рыб около 15 атм). Оно достигается за счёт суммарного эффекта растворённых в плазме минеральных и органических соединений. Среди них наиболее значимый компонент — NaCl (около 0,9%). При внутривенных инъекциях, чтобы избежать нарушения осмотического баланса крови, врачи используют 0,9%-ные растворы NaCl. Поскольку такие растворы содержат одинаковое с плазмой крови количество хлористого натрия, их называют *физиологическими растворами*.

Вода и низкомолекулярные соединения крови, с одной стороны, и её белковые молекулы — с другой «ведут себя» в кровеносном русле по-разному. Дело в том, что стенки капилляров проницаемы для воды и низкомолекулярных веществ, но непроницаемы для белков. Поэтому благодаря белкам в плазме крови создается *коллоидно-осмотическое давление*. Это давление сравнительно невелико (около 25–30 мм рт. ст., или 0,03–0,04 атм), но оно обеспечивает выполнение кровью её транспортной функции. Как же происходит обмен веществами между кровью и другими тканями организма?

Известно, что работа сердечно-сосудистой системы организма создает гидростатическое давление крови. Уровень гидростатического давления служит важным показателем здоровья человека.

В начале кровяного русла (в аорте и крупных сосудах) гидростатическое давление превышает атмосферное на 110–120 мм рт. ст. В артериальных концах капилляров гидростатическое давление снижается до 35–40 мм рт. ст. (но превышает коллоидно-осмотическое). В венозных концах капилляров оно ещё меньше —

15–20 мм рт. ст. (ниже коллоидно-осмотического). Именно разность между гидростатическим и коллоидно-осмотическим давлением обеспечивает перемещение растворённых веществ через стенку капилляра. Из омываемых кровью органов они поступают в венозные концы капилляров, а из артериальных концов капилляров — в окружающие органы (рис. 60).

Тканевая жидкость



Рис. 60

Транспорт веществ через стенки капилляров кровеносной системы:

Росм. — коллоидно-осмотическое давление крови; Рвен. — гидростатическое давление крови в венозном конце капилляра; Рарт. — то же, в артериальном конце капилляра (мм рт. ст.).

Таким образом, артериальная кровь доставляет к тканям организма питательные вещества, а венозная кровь выносит из них продукты жизнедеятельности.

В организме животных и человека очень важна и дыхательная функция крови — транспорт кислорода и углекислого газа. Дыхательную функцию крови выполняют сложные белки хромопротеины, содержащие железо или медь (раздел 1, гл. 3; раздел 2, гл. 2). Хромопротеины могут находиться в растворе или содержаться в клетках крови. В последнем случае их способность связывать кислород резко возрастает.

У беспозвоночных животных кислород поглощается гемоглобином, растворённым в плазме крови, а у позвоночных животных и человека кислород в основном транспортируется в составе оксигемоглобина, содержащегося в эритроцитах (раздел 1, гл. 3).

Углекислый газ вступает с гемоглобином в обратимую реакцию, приводящую к образованию карбамина. Однако большая часть CO_2 транспортируется в виде гидрокарбонатов калия (KHCO_3 , преобладает в эритроцитах) и натрия (NaHCO_3 , преобладает в плазме крови).

Различают газообмен в тканях лёгких и газообмен в других тканях организма. В альвеолах лёгких осуществляется газообмен между воздухом альвеол (альвеолярным воздухом) и газами, связанными кровью. В результате происходит удаление из организма CO_2 и поступление в организм O_2 (табл. 34, рис. 61).

Таблица 34

Состав вдыхаемого и выдыхаемого воздуха

Воздух	Содержание газов, %	
	O ₂	CO ₂
Вдыхаемый	20,94	0,03
Выдыхаемый	16,3	4,00
Альвеолярный	14,2	5,20

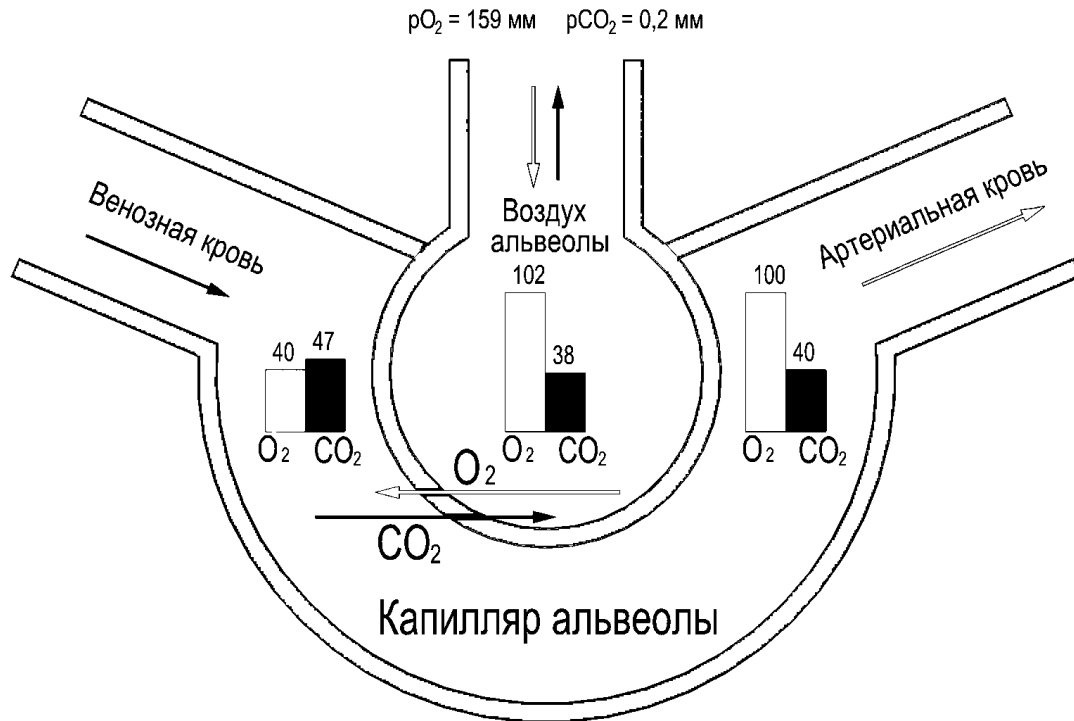


Рис. 61

Обмен газов в альвеолах лёгких (парциальное давление кислорода pO_2 и углекислого газа pCO_2 указано в мм рт. ст.)

Перенос O₂ из альвеолярного воздуха в кровь и CO₂ из крови в альвеолярный воздух происходит путем диффузии. Парциальное давление O₂ в альвеолярном воздухе (102 мм рт. ст.) выше, чем в венозной крови (40 мм рт. ст.), поэтому кислород диффундирует из альвеол в кровь. В результате его давление в артериальной крови достигает 100 мм рт. ст.

Парциальное давление CO₂, напротив, выше в крови (47 мм рт. ст.), чем в альвеолах (38 мм рт. ст.). Поэтому углекислый газ диффундирует из венозной крови в альвеолы.

Газообмен во всех других тканях организма, как и в лёгких, происходит по принципу диффузии. В клетках давление кислорода близко к нулю, в межклеточной жидкости — 20–40 мм рт. ст., а в артериальной крови — 100 мм рт. ст. Вследствие этого кислород диффундирует из крови капилляров в межклеточную жидкость, а оттуда — в клетки. Давление CO₂ в тканевой жидкости составляет 60 мм рт. ст., а в крови — 40 мм рт. ст., поэтому углекислый газ диффундирует из тканевой жидкости в плазму крови.

Состояние организма существенно влияет на интенсивность газообмена. Например, при усиленной деятельности органов в результате интенсивных окислительных процессов в них образуется большое количество органических кислот.

Это ослабляет связь гемоглобина с O_2 , в результате чего кровь интенсивнее отдает тканям кислород. Аналогичное явление наблюдается при повышении температуры тела.

Лимфа. Если на долю крови приходится около 5 л внеклеточной воды организма человека, то 1–2 л воды находятся в составе лимфы (от *лат.* *lympha* — чистая вода, влага). Лимфа — это часть плазмы крови, прошедшая через стенки кровеносных сосудов в межклеточные и межтканевые щели, а оттуда — в сосуды лимфатической системы организма. Лимфатическая система выполняет в первую очередь кроветворную и защитную функции, она принадлежит к иммунной системе организма человека и животных.

Лимфа — прозрачная желтоватая жидкость, которая содержит в среднем 3–4% белка, около 0,1% глюкозы, а также другие органические соединения. Минеральных солей в ней 0,8–0,9%, из которых около 70% составляет NaCl. Форменные элементы лимфы преимущественно состоят из лимфоцитов — разновидности лейкоцитов с гомогенной, незернистой цитоплазмой. Они выполняют функцию поиска, обнаружения и уничтожения генетически чужеродных веществ — антигенов (раздел 2, гл. 8).

Циркуляцию лимфы обеспечивает деятельность лимфатических сосудов и мышц организма. Частота пульсации крупных лимфатических сосудов составляет 10–20 сокращений в 1 мин. Ток лимфы, по сравнению с движением крови, очень медленный: в крупных лимфатических сосудах его скорость не превышает 0,25–0,3 мм/мин. Поэтому в сутки у взрослого человека через лимфатическую систему протекает 1,5–2 л лимфы.

Выделение воды. Во внутреннюю среду организма (в кровь, лимфу и межклеточную жидкость) непрерывно поступают конечные продукты обмена веществ. Организм освобождается от них путем выделения, или экскреции. Экскреторные процессы в организме проходят непрерывно.

Высшие позвоночные животные и человек имеют высокоспециализированные органы выделения — почки. В них происходит не только выделение из крови воды и растворенных в ней веществ, но и тонкое регулирование водно-минерального обмена. Это достигается посредством обратного всасывания (*реабсорбции*) в канальцах почек большого количества воды и некоторых биологически важных веществ.

Почки животных и человека снабжаются кровью в 20 раз более интенсивно, чем другие органы. В течение 1 мин через каждую почку организма человека проходит около 750 мл крови, а за сутки почти 1700 л. Поскольку в организме человека содержится около 5 л крови, то можно считать, что за 1 сут. вся кровь проходит через почки 200–300 раз.

Об интенсивности работы почек свидетельствует уровень их снабжения кислородом. Масса обеих почек составляет около 0,5% массы тела, но в них используется около 9% общего количества O_2 , поглощаемого организмом.

Работа почек заключается в мочеобразовании, или диурезе. В процессе диуреза происходит:

- 1) удаление из организма продуктов обмена и чужеродных для него веществ;
- 2) регуляция содержания воды в организме;
- 3) поддержание нормального состава солей, в частности концентрации NaCl;
- 4) поддержание постоянного уровня осмотического давления крови;

5) поддержание постоянства кислотности крови, лимфы и межклеточной жидкости.

Почки взрослого человека отделяют в среднем 1–1,5 л мочи, которая содержит разнообразные продукты обмена. Среди органических веществ мочи преобладает мочеви́на, а из минеральных веществ — фосфаты и сульфаты калия и натрия (см. табл. 33).

Химический состав мочи достаточно адекватно отражает состояние организма. Поэтому врачи широко используют его анализ для выявления многих заболеваний, для контроля над течением болезни, для изучения действия лекарственных средств и др.

При заболеваниях в моче появляются вещества, указывающие на развитие патологических процессов в организме. Среди них первое место занимает белок, его присутствие в моче служит важным показателем нарушения нормальной функции почек. В моче при патологических состояниях могут быть обнаружены кровь и гемоглобин, а при болезнях печени — желчные кислоты.

Многие болезни приводят к появлению в моче глюкозы. Большое количество глюкозы выделяется с мочой при *сахарном диабете* (раздел 2, гл. 7). При обилии в пище углеводов в моче могут появиться фруктоза, лактоза, пентозы (раздел 2, гл. 1).

Большое диагностическое значение имеет обнаружение в моче патологических продуктов, так называемых ацетоновых тел: ацетона $\text{CH}_3\text{—CO—CH}_3$, ацетоуксусной кислоты $\text{CH}_3\text{CO—CH}_2\text{—COOH}$ и β -оксимасляной кислоты $\text{CH}_3\text{—CHON—CH}_2\text{—COOH}$. Появление значительного количества этих веществ в моче указывает на нарушения жирового и белкового обмена и на другие болезни.

Дополнительными органами выделения воды у высших животных и человека служат кожа и лёгкие. Через них выделяется до 60% поглощённой организмом воды. Благодаря работе потовых желёз кожи облегчается функционирование почек, поддерживается уровень осмотического давления крови. Количество пота составляет у человека в обычных условиях около 1 л в сутки, а при усиленной физической работе возрастает до 15 л. Пот на 98% состоит из воды, в которой растворены NaCl, KCl, сульфаты, фосфаты, мочеви́на, аммиак и другие соединения.

Регуляция водного обмена у высших животных и человека имеет гормональную основу. Ключевую роль в регуляции водного обмена играют гормоны *вазопрессин* и *альдостерон*, а также *адреналин* и *тироксин* (раздел 2, гл. 7).

Вазопрессин — это гормон гипофиза, который при недостатке в организме воды выделяется в кровь, существенно повышает проницаемость почечных канальцев, в результате чего вода из них диффундирует в кровь. Организм обогащается водой, а количество выделяемой мочи уменьшается. Напротив, при избытке воды в организме концентрация вазопрессина в крови и моче резко падает и мочевыделение усиливается.

В таком же направлении влияет на гормон надпочечников альдостерон. Этот гормон резко повышает обратное всасывание Na^+ в канальцах почек. Одновременно усиливается задержка в организме K^+ и воды, а мочеотделение уменьшается.

Гормон щитовидной железы тироксин значительно увеличивает мочеотделение. Гормон надпочечников адреналин может усиливать или уменьшать мочеотделение в зависимости от направленности различных обменных процессов, контролируемых этим гормоном в организме.

Раздел 4

МАТРИЧНЫЙ СИНТЕЗ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПОЛИМЕРОВ

Среди разнообразных по строению и функциям биологических соединений особое место занимают две группы полимеров. Это *белки* и *нуклеиновые кислоты*, которые выделяются практически *неисчерпаемым разнообразием* своих молекул. В свою очередь, замечательное разнообразие этих биополимеров обусловлено комбинациями их мономеров (*аминокислот* — в молекулах белков, *нуклеотидов* — в составе ДНК и РНК).

Число таких комбинаций превышает число биологических видов — как живущих сегодня на Земле, так и обитавших на ней в далёком прошлом. Именно поэтому в основе многообразия признаков и свойств, присущих живой материи, лежит разнообразие белков и нуклеиновых кислот.

Между тем важнейшим отличием живых существ от неживой природы служит *наследственность* — способность организма передавать присущие ему признаки и свойства потомству. Следовательно, в живой природе должны были возникнуть такие механизмы биосинтеза, с помощью которых «материнская» клетка передавала бы уникальность, специфичность строения своих белков и нуклеиновых кислот «дочерним» клеткам, а те в свою очередь — «внучатым» клеткам и т. д.

Действительно, в клетках всех организмов мы обнаруживаем механизмы синтеза, которые обеспечивают воспроизведение *точных копий* нуклеиновых кислот и белков.

Синтез биологических полимеров с точно заданной структурой получил название *матричного синтеза*. Это название происходит от слова «матрица» (от *лат. matrix* — прародительница, первооснова, источник).

Подобно тому как в технике матрица служит для изготовления большого числа одинаковых предметов, в биологических системах матричный синтез воспроизводит строго заданную структуру органических молекул. Благодаря матричному синтезу сохраняют свою биохимическую уникальность, неповторимость отдельные биологические виды и разновидности, расы и штаммы микроорганизмов, сорта растений и породы животных.

Следовательно, *матричный синтез нуклеиновых кислот и белков служит молекулярной основой наследственности*. Рассмотрим важнейшие особенности и этапы матричного синтеза этих биополимеров.

ГЛАВА 1. БИОСИНТЕЗ НУКЛЕИНОВЫХ КИСЛОТ

Своеобразие, специфичность любой нуклеиновой кислоты определяется уникальной комбинацией тех нуклеотидов, из которых она состоит. Поэтому непременным условием матричного синтеза новой нуклеиновой кислоты является присутствие в клетке исходной, ранее синтезированной полинуклеотидной цепочки. Эта цепочка играет роль *матрицы*, первоосновы, на которой, как по шаблону, происходит построение новой нуклеиновой кислоты, точно повторяющей структуру матрицы. В этом заключается сущность матричного синтеза нуклеиновых кислот в клетке.

Для синтеза любой нуклеиновой кислоты, наряду с матрицей, необходим «строительный материал», а также источник энергии. Напомним, что предшественниками нуклеиновых кислот, из которых формируется будущая полинуклеотидная цепочка, служат *нуклеозидтрифосфаты* (далее — НТФ).

Биосинтез в клетке нуклеиновой кислоты начинается только при условии присутствия в ней всех необходимых НТФ, содержащих четыре типа азотистых оснований. Энергия, необходимая для синтеза нуклеиновой кислоты, появляется при распаде макроэргической связи в молекуле НТФ, а активируют этот синтез ферменты — *полимеразы, лигазы* и др.

Рассмотрим механизмы синтеза в клетке нуклеиновых кислот двух типов — РНК и ДНК.

Биосинтез РНК в большинстве случаев осуществляется на ДНК в качестве матрицы. Для этого участок биспиральной молекулы ДНК должен «расплестись» и стать одноцепочечным шаблоном, с которого информация о структуре ДНК затем будет перенесена на РНК (рис. 62).

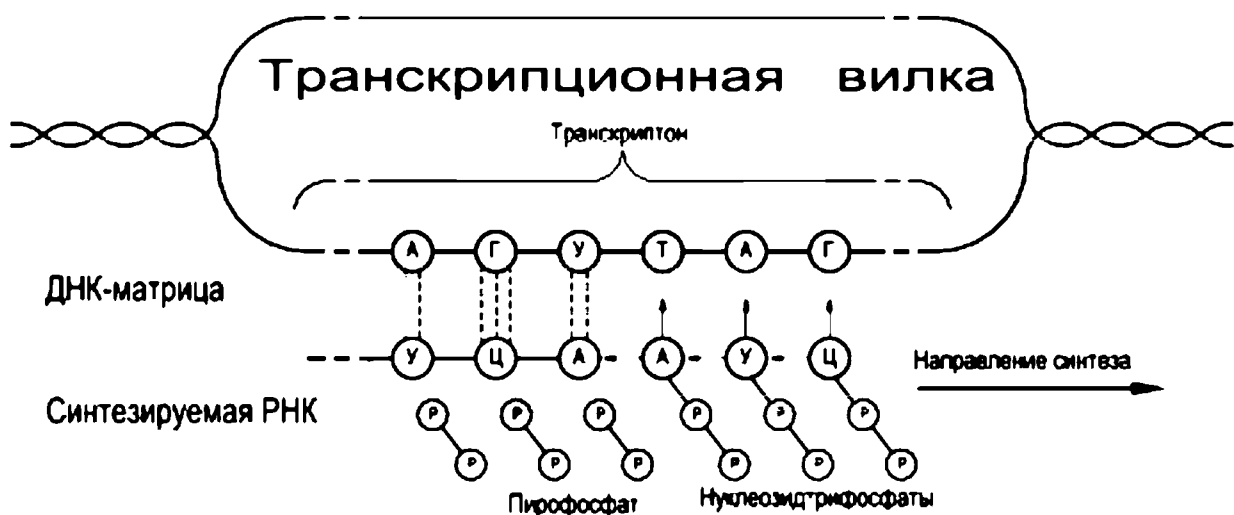


Рис. 62
Схема синтеза РНК на матрице ДНК

Процесс переноса информации с ДНК на РНК получил название *транскрипции*, а участок ДНК, подлежащий переписыванию, называют *транскриптоном*.

Синтезу РНК предшествует соединение фермента *РНК-полимеразы* с особым участком молекулы ДНК, называемым *промотором*. РНК-полимераза распознаёт

место своей посадки по особой последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК (ТАТААТ — в клетках бактерий, ТАТА — в клетках эукариот). Процесс транскрипции включает несколько этапов, основное содержание которых кратко изложено ниже.

1. Инициация синтеза РНК предшествует расхождение двух цепей ДНК на ограниченном участке под воздействием РНК-полимеразы. В результате возникает структура, называемая *транскрипционной вилкой*. «Ручкой» этой своеобразной двузубой вилки служит двуспиральный участок ДНК, а «остриём» — её расплетённый участок, подлежащий переписыванию на РНК.

Линейная цепь ДНК транскрипционной вилки позднее будет использована в качестве матрицы для синтеза молекулы РНК. Вдоль этой цепи выстраиваются НТФ — предшественники будущей РНК. Соединение между собой первых двух нуклеотидов является началом синтеза РНК — инициацией.

2. Элонгация, или рост цепи РНК, осуществляется благодаря реакции переноса фрагментов нуклеотидов с молекул АТФ, ГТФ, ЦТФ и УТФ на растущую полинуклеотидную цепочку. Эту реакцию ускоряет фермент РНК-полимераза, происходит разрыв макроэргических связей в молекулах НТФ, а высвобождающаяся при этом энергия используется для синтеза РНК.

Специфическая последовательность нуклеотидов матричной ДНК задаёт структуру молекулы РНК благодаря принципу *комплементарности*. В результате синтезируемая молекула РНК точно воспроизводит структуру матричной ДНК. Следовательно, комплементарность химического строения нуклеотидов лежит как в основе строения биспиральной цепочки ДНК, так и в основе переноса информации с ДНК на РНК.

3. Терминация (прекращение) синтеза РНК наступает в тот момент, когда движущаяся по транскриптому РНК-полимераза встречается с *терминатором* — особой последовательностью нуклеотидов молекулы ДНК, например АТТ, АТЦ, АЦТ. Появление терминатора служит сигналом для разъединения синтезированной РНК с ДНК-матрицей и прекращения транскрипции. В результате синтезированная РНК переходит к самостоятельному (автономному) существованию.

На матрице ДНК с помощью фермента РНК-полимеразы синтезируются все типы молекул РНК (информационные, рибосомальные, транспортные, низкомолекулярные). Бактерии обладают только *одним типом* РНК-полимеразы, который обеспечивает синтез *всех типов* РНК. В клетках эукариот (растений, грибов, животных и человека) присутствуют *три типа* этих ферментов (I, II и III), которые обеспечивают синтез различных типов РНК. Например, синтез информационной РНК активирует фермент *РНК-полимераза II*.

Другая важная особенность синтеза РНК заключается в тех превращениях, которые происходят с синтезированной молекулой рибонуклеиновой кислоты. Как известно, в молекуле ДНК-матрицы наряду с информативными (смысловыми) участками, или *экзонами* (они несут информацию о структуре биополимеров), содержатся неинформативные (несмысловые) участки, или *интроны*. С интронами нередко взаимодействуют регуляторы транскрипции. Особенно велика доля интронов (до 90%) в ДНК эукариот.

Первоначально экзоны и интроны полностью копируются, в результате чего образуется незрелая иРНК. Затем *ферменты-рестриктазы* (от англ. restrict — вырезать) удаляют интронные копии и «сшивают» концы экзонных копий.

В итоге формируется молекула зрелой информационной РНК, содержащая только смысловые участки, комплементарные экзонам ДНК-матрицы. Этот процесс получил название *сплайсинга* (рис. 63).

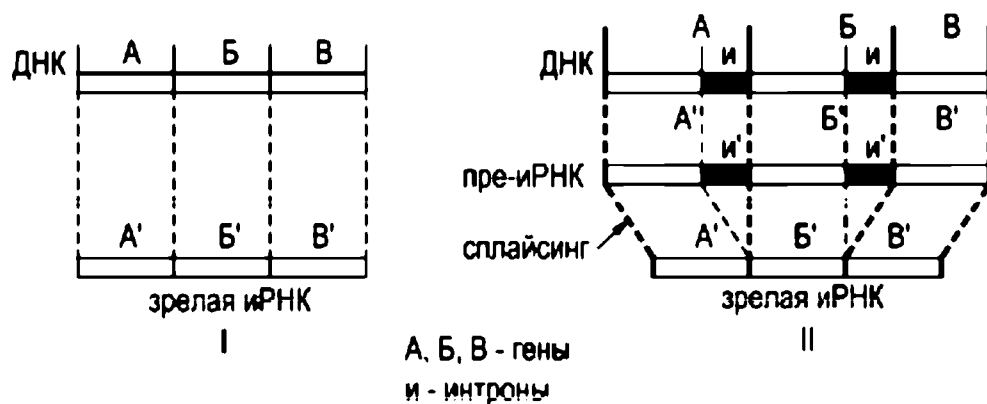


Схема транскрипции у бактерий (I) и эукариот (II)

Рис. 63

Схема сплайсинга

Мы кратко описали наиболее часто встречающийся механизм синтеза РНК — на матрице ДНК. Кроме него, у РНК-содержащих вирусов встречается и другой механизм матричного синтеза РНК. Он заключается в синтезе информационной вирусной РНК на матрице *инфекционной РНК вируса*, которая проникла в клетку своего хозяина, то есть осуществила инфекцию.

Биосинтез ДНК. В большинстве случаев представляет собой репликацию — удвоение количества молекул ДНК (ядерной, хлоропластной, митохондриальной или плазмидной). В итоге из одной биспиральной (материнской) молекулы ДНК образуются две биспиральные (дочерние) молекулы ДНК, идентичные друг другу и материнской ДНК (см. рис. 35). Такую репликацию называют *гомологической* репликацией.

В этом весьма сложном процессе можно выделить ряд этапов. Вначале особые ферменты *хеликазы* (от греч. хеликс — завиток) обеспечивают расхождение двух цепей биспиральной молекулы ДНК. В результате возникает структура, называемая репликационной вилкой. Её протяженность составляет около 1000 нуклеотидов.

В роли матрицы выступают обе разъединённые цепочки нуклеотидов, вдоль которых осуществляется синтез дочерних ДНК. Этот синтез возможен только в направлении $5' \rightarrow 3'$, а поскольку цепи материнской ДНК имеют противоположную направленность, такой синтез называют *антипараллельным*.

1. Инициация репликации заключается в переносе первых нуклеотидов с соответствующих НТФ на предварительно синтезированный *праймер* — небольшую по протяженности цепочку из 10–60 рибонуклеотидов. Синтез праймера обеспечивает особый фермент типа РНК-полимеразы, названный *праймазой*. Впоследствии праймер удаляется из дочерней молекулы ДНК при её созревании.

2. Элонгация выражается в наращивании цепочки нуклеотидов благодаря последовательному их переносу с молекул НТФ на растущую полинуклеотидную цепь. Этот процесс обслуживает комплекс ферментов, среди которых ведущую

роль играют *ДНК-полимеразы*. В клетках прокариотов и эукариотов обнаружено несколько типов таких ферментов.

Благодаря принципу комплементарности нуклеотидов обеспечивается точное воспроизведение дочерними молекулами ДНК структуры материнской ДНК. По мере движения репликативной вилки по молекуле материнской ДНК, синтезируются *фрагменты* дочерних ДНК, которые впоследствии объединяются в единую цепь. Такой синтез получил название *прерывистого* синтеза.

В синтезе ДНК принимают участие также ферменты *ДНК-лигазы*. Роль этих ферментов заключается в активации образования фосфодиэфирных связей между нуклеотидами линейной цепи молекулы ДНК. Эти ферменты участвуют также в восстановлении структуры ДНК, например, в случае её повреждения при воздействии проникающей радиации.

3. Терминация (прекращение) репликации программируется особой последовательностью нуклеотидов, располагающихся на конце материнской ДНК.

В результате описанных синтетических процессов в составе биспиральной молекулы ДНК одна цепь оказывается материнской (матричной), а вторая — дочерней (вновь синтезированной) цепью. Поэтому репликация ДНК носит *полуконсервативный* характер.

Таким образом, репликация ДНК является гомологической, антипараллельной, прерывистой и полуконсервативной.

Репликацией ДНК — это не единственный механизм её биосинтеза. Матричный синтез ДНК осуществляется и в процессе *репарации* — восстановления повреждённых участков ДНК, а также в случае репродукции (размножения) ДНК-содержащих вирусов (*вирусов оспы, гепатита В, ветрянки* и др.) в клетке хозяина.

У некоторых РНК-содержащих вирусов обнаружено явление *обратной транскрипции*. Такое название получил синтез ДНК на матрице РНК. Благодаря обратной транскрипции РНК-содержащие вирусы синтезируют свои ДНК-копии, которые способны встраиваться (интегрироваться) в хромосому заражённой клетки-хозяина.

ГЛАВА 2. БИОСИНТЕЗ БЕЛКА

Напомним, что мономерами белковых молекул служат аминокислоты. Их последовательность определяет первичную структуру белка и всё многообразие этих важнейших биологических полимеров (раздел 2, гл. 2).

Поэтому важнейшим условием синтеза белка является наличие в клетке всех необходимых аминокислот, входящих в его состав (см. табл. 13). В клетках всех организмов (от бактерий до человека) «фабриками» белка служат рибосомы. Следовательно, другим важным условием белкового синтеза служит активное состояние рибосом клетки.

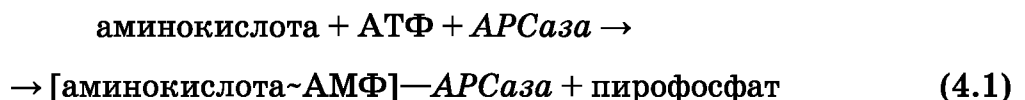
Доставку аминокислот к месту синтеза белка обеспечивают транспортные РНК (тРНК). Кроме того, транспортные РНК при участии АТФ обеспечивают энергией синтез полипептидной цепочки (уравнения реакций (4.1), (4.2)).

Информацию о первичной структуре белковой молекулы в рибосому переносит информационная РНК (иРНК). Она служит матрицей, на которой, как по шаблону, в рибосомах осуществляется синтез белковой молекулы. Напомним, что преобразование информации, содержащейся в иРНК, в специфическую для каждого белка последовательность аминокислот называется *трансляцией*.

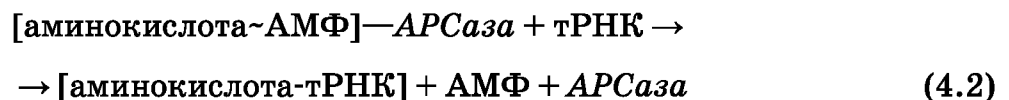
Синтез белка, этот ключевой и весьма сложный биохимический процесс, безусловно, требует согласованной работы большого числа ферментов и подвержен тонкой регуляции, механизмы которой мы рассмотрим в разделе 5.

Подготовительный этап белкового синтеза включает *активирование аминокислот* и их *взаимодействие с транспортными РНК*.

Активирование аминокислот происходит в цитоплазме клетки за счёт энергии АТФ. Этот процесс обеспечивают ферменты *аминоацил-тРНК-синтетазы* (сокращенно *АРСаза*), которые ускоряют реакцию *фосфорилирования аминокислот*:



Затем аминокислоты, активированные благодаря энергии АТФ, присоединяются к тРНК:



В результате этих превращений комплекс «тРНК-аминокислота» обогащается энергией, которая позднее будет использована для синтеза из аминокислот полипептидной цепочки.

Транспортная РНК представляет собой относительно небольшую молекулу (73–93 нуклеотида). Каждой аминокислоте соответствует «своя» специфическая тРНК: аланину — аланиновая тРНК, триптофану — триптофановая тРНК и т. д. Индивидуальные тРНК имеют как общие черты строения, так и свои особенности.

Все разновидности тРНК несут на одном конце (он называется *аминоацильным концом*) одну и ту же последовательность нуклеотидов — ЦЦА. В этом наборе из трёх нуклеотидов остаток концевой аденозина (А) служит для присоединения активированной аминокислоты.

Другой участок строго специфичен для каждой разновидности тРНК — на нём находится триплет нуклеотидов, называемый *антикодоном*. Каждой аминокислоте, которая соединяется с т-РНК, соответствует вполне определённый антикодон на конце данной тРНК.

Антикодон обеспечивает *специфическое взаимодействие двух нуклеиновых кислот* — *тРНК и иРНК*, — которое происходит на последующих этапах синтеза белка в рибосоме. Таким образом, уже на подготовительном этапе синтеза белка обеспечивается *строгое соответствие* между аминокислотой и антикодоном тРНК, которая обеспечивает её транспорт к месту синтеза — в рибосому.

Исследования учёных показали, что каждая аминокислота кодируется *специфическим триплетом* нуклеотидов.

Система записи (кодирования) информации об аминокислотах с помощью триплетов нуклеотидов в молекуле РНК или ДНК называется *генетическим кодом* (табл. 35).

Основополагающие исследования по расшифровке генетического кода осуществили в начале 1960-х гг. американские биохимики, лауреаты Нобелевской премии Маршалл Ниренберг и Северо Очоа. Анализ содержания таблицы 35 позволяет обнаружить ряд особенностей генетического кода.

Таблица 35

Код белкового синтеза (генетический код)

Первая буква кодона	Вторая буква кодона				Третья буква кодона
	У	Ц	А	Г	
У	Фенилаланин	Серин	Тирозин	Цистеин	У
	Лейцин		Стоп-сигнал	Стоп-сигнал	Ц
				Триптофан	А
					Г
Ц	Лейцин	Пролин	Гистидин	Аргинин	У
			Глутамин		Ц
					А
					Г
А	Изолейцин	Треонин	Аспарагин	Серин	У
	Метионин		Лизин	Аргинин	Ц
					А
					Г
Г	Валин	Аланин	Аспарагиновая кислота	Глицин	У
			Глутаминовая кислота		Ц
					А
					Г

Генетический код триплетен. Каждая аминокислота зашифрована *кодоном* — последовательностью из трёх нуклеотидов. Общее число кодонов — 64 (4³). В то же время более внимательный анализ показывает, что *два первых* нуклеотида в кодоне являются главнейшими для кодирования многих аминокислот, тогда

как роль *третьего* нуклеотида обычно не столь существенна. Это видно из следующих примеров кодирования некоторых аминокислот:

- валин — ГУ + любой нуклеотид (А, Г, У или Ц);
- лейцин — ЦУ + то же;
- серин — УЦ + то же;
- аргинин — ЦГ + то же;
- глицин — ГГ + то же.

Поэтому хотя формально код триплетен, он в то же время *квазидуплетен*, то есть условно, мнимо дуплетен.

Генетический код вырожден. Это означает, что каждая аминокислота шифруется более чем одним кодоном (от 2 до 6). Лишь две аминокислоты — *метионин* и *триптофан* — кодируются только одним соответствующим кодоном.

Генетический код однозначен, то есть каждый кодон кодирует только одну аминокислоту.

Генетический код универсален — он является единым для всех организмов на Земле. Однако из этого правила есть исключения. Например, код белкового синтеза в *рибосомах митохондрий* существенно отличается от системы кодирования во всех других рибосомах клетки.

Трансляция, то есть преобразование информации, содержащейся в иРНК, в специфическую для каждого белка последовательность аминокислот, осуществляется в рибосомах клетки. По своей химической природе рибосомы — это нуклеопротеины, состоящие из белков и РНК. В эукариотической клетке их компоненты синтезируются в ядре и через поры в ядерной мембране поступают к мембранам эндоплазматической сети (ЭПС).

Каждая рибосома состоит из двух субчастиц — большой и малой, причем эти частицы до начала синтеза белка находятся в цитоплазме отдельно. Их соединение в единую рибосому — необходимое условие синтеза белка (рис. 64).

1. Инициация белкового синтеза начинается с присоединения к малой субчастице рибосомы информационной РНК и первой транспортной РНК, несущей остаток аминокислоты *метионина* (тРНК^{мет}). Образовавшийся биохимический комплекс притягивает к себе вторую (большую) субчастицу рибосомы; в результате рибосома становится активной. В таком активном состоянии рибосомы называются *транслирующими рибосомами*.

2. Элонгация синтеза белка происходит в транслирующей рибосоме. Она заключается в последовательном взаимодействии транспортных РНК, несущих аминокислоты в рибосому, с уже находящейся в ней информационной РНК.

Это взаимодействие двух нуклеиновых кислот осуществляется благодаря принципу комплементарности нуклеотидов: *антикодон* тРНК распознаёт комплементарный *кодон* иРНК и химически связывается с ним посредством водородных связей (формулы (2.60)). В результате такого взаимодействия доставленная в рибосому аминокислота покидает тРНК и присоединяется к растущей полипептидной цепочке.

Как мы видим, на этапе элонгации *последовательность кодонов* иРНК преобразуется в *последовательность аминокислот* в синтезируемой молекуле белка. Основой такого преобразования служит *генетический код*.

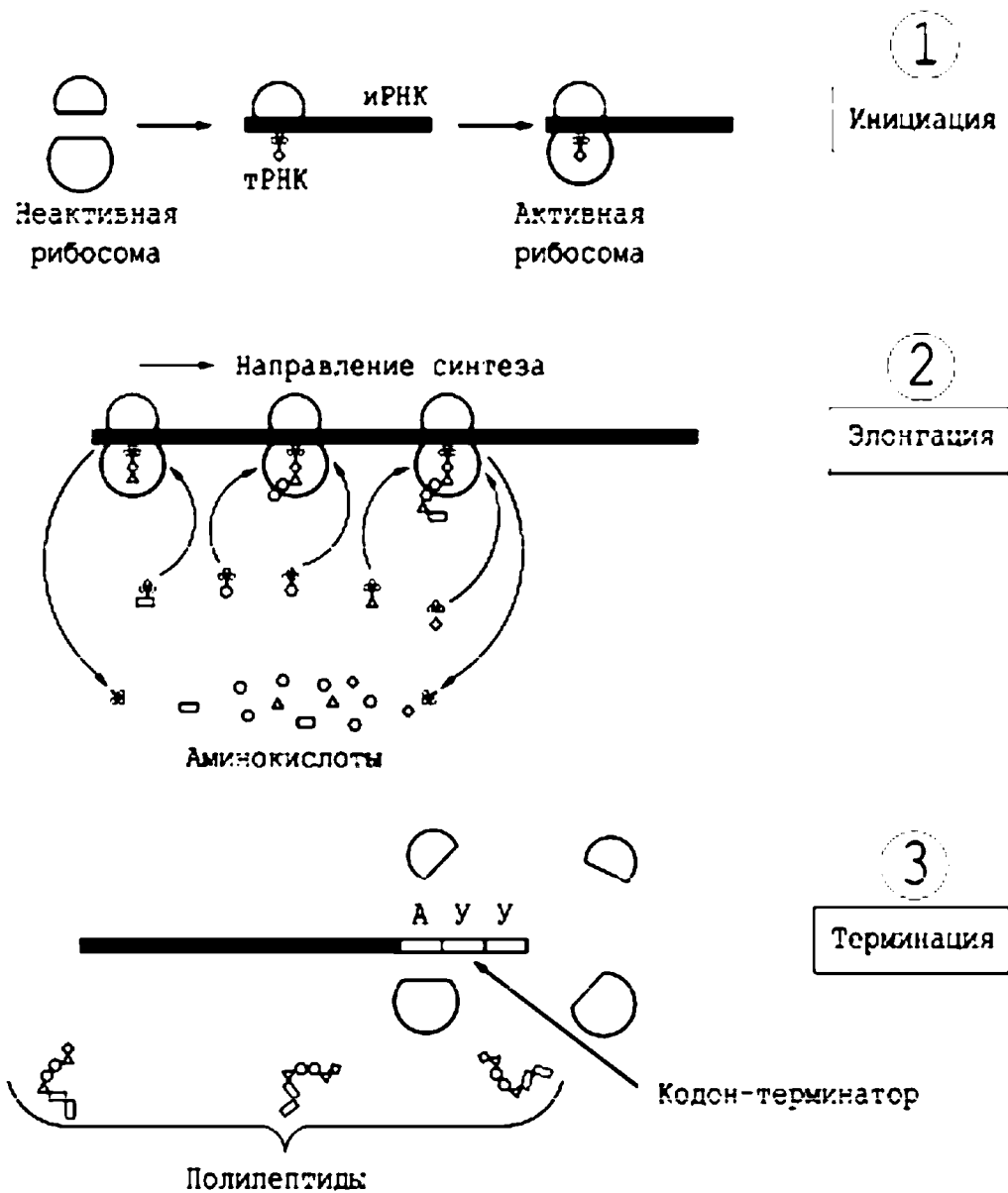


Рис. 64
Этапы трансляции

Благодаря генетическому коду информация, первоначально закодированная в молекуле ДНК посредством иРНК, переносится в рибосому, а здесь с помощью тРНК она преобразуется в информацию об аминокислотном составе будущей белковой молекулы. Так возникает уникальная, специфичная для каждого белка последовательность аминокислот, то есть **первичная структура белковой молекулы**.

Рибосома представляет собой в высшей степени упорядоченную органеллу, в которой различают несколько функциональных центров. В аминокислотный центр тРНК доставляет «востребованную» в данный момент аминокислоту, которая затем попадает в пептидный центр, где из аминокислот синтезируется полипептидная цепочка.

По мере продвижения рибосомы по иРНК к ней присоединяются новые рибосомы, образуя так называемые *полисомы*. Благодаря этому синтезируется необходимое число полипептидных цепочек.

3. Терминация (прекращение) синтеза белковой молекулы происходит в тот момент, когда в рибосоме появляются кодоны иРНК, сигнализирующие о прекращении синтеза белка. Такие триплеты нуклеотидов (УАГ, УАА, УГА) называются *терминирующими кодонами* (см. табл. 35).

Терминация трансляции приводит к разрыву связей между рибосомой, тРНК и иРНК. Рибосома при этом распадается на две субчастицы — большую и малую, которые пополняют фонд свободных рибосомальных частиц, готовых к новым циклам биосинтеза белка.

Распад рибосомы, выполнившей свою задачу, сопровождается переходом синтезированной полипептидной цепочки в цитоплазму, где она подвергается разнообразным превращениям. Эти превращения, которые называются *посттрансляционной модификацией*, придают белковой молекуле специфическую конформацию — вторичную, третичную (а иногда и четвертичную) структуру.

Скорость синтеза белка существенно зависит от уровня организации клетки. Наибольшей скоростью сборки полипептидной цепочки отличаются *бактерии*, имеющие относительно простое строение. В рибосомах этих микроорганизмов в среднем за 1 с 15–20 аминокислот объединяются в полипептид. В клетках *дрожжей* эта скорость составляет не более 7–10 аминокислот в секунду, а в клетках *млекопитающих* — лишь 3–5 аминокислот в секунду.

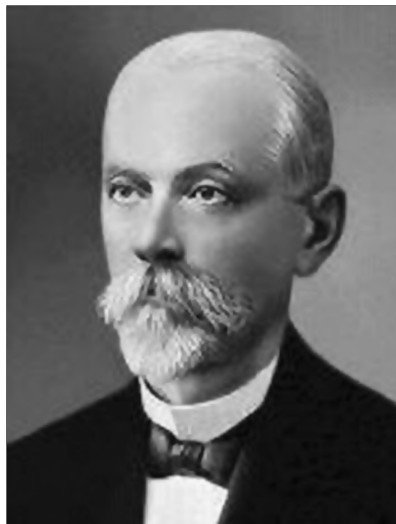
Напомним, что у эукариотов автономные «фабрики» синтеза белка находятся как на мембранах ЭПС, так и в *митохондриях*, а у растительной клетки также в *хлоропластах*. В этих органеллах клетки содержатся свои, относительно независимые, молекулы ДНК, РНК и рибосомы. Причём в хлоропластах присутствуют около 50% всех рибосом растительной клетки.

В то же время синтез белков, протекающий в различных частях клетки, осуществляется на основе тесной координации деятельности *ядерной ДНК, ДНК митохондрий и ДНК хлоропластов*. Этот синтез подвержен тонкой регуляции на этапах транскрипции и трансляции. Роль химических соединений в регуляции этих важнейших процессов мы рассмотрим в разделе 5.

ГЛАВА 3.

ОСОБЕННОСТИ МАТРИЧНОГО СИНТЕЗА У ВИРУСОВ И БАКТЕРИЙ

Вирусы. Ультрамикроскопические неклеточные формы жизни — вирусы — были открыты в 1892 г. отечественным ученым Дмитрием Иосифовичем Ивановским в процессе исследования инфекционной болезни культивируемого табака — крапчатой мозаики. Как было установлено в начале XX в., вирусы являются строгими (облигатными) паразитами представителей всех организмов (бактерий, грибов, растений, животных и человека).



Дмитрий Иосифович Ивановский (1864–1920)

Вирусная частица (вирион) представляет собой нуклеопротеин — химически прочное соединение высокомолекулярного белка и нуклеиновой кислоты одного из типов (ДНК или РНК).

В 1971 г. канадский вирусолог Теодор Диннер обнаружил возбудителя опасной болезни картофеля — веретеновидности клубней, или готики, которым оказался вирус, не имеющий белковой оболочки. Такие лишенные белковой оболочки РНК-содержащие вирусы растений (их известно несколько десятков видов) называли *вириодами*.

Вирусы не имеют репродуктивного аппарата, поэтому для репродукции («размножения») они используют синтетический аппарат зараженной клетки-хозяина.

Репродукция вируса в клетке начинается с многократно повторяющегося матричного синтеза вирусной нуклеиновой кислоты — ДНК или РНК. Роль матрицы, или шаблона, выполняет проникшая в клетку вирусная нуклеиновая кислота, вместе с которой здесь же иногда оказываются белки-ферменты вириона, а большинство других ферментов, строительный материал и источники энергии вирус вынужден отнимать у зараженной им клетки.

Синтез вирусной нуклеиновой кислоты начинается с дезинтеграции работы генетического аппарата клетки. В результате такой дезинтеграции вирус перестраивает работу всего синтетического аппарата клетки, заставляя ее работать на себя. Под воздействием фермента полимеразы (репликазы) происходит процесс полимеризации, в результате которого из нуклеозидтрифосфатов (НТФ) клетки

синтезируется вирусная нуклеиновая кислота. Для РНК-содержащих вирусов этот процесс показан на рисунке 65. Необходимая для синтеза вирусной нуклеиновой кислоты энергия содержится в богатых энергией (макроэргических) связях молекул НТФ.

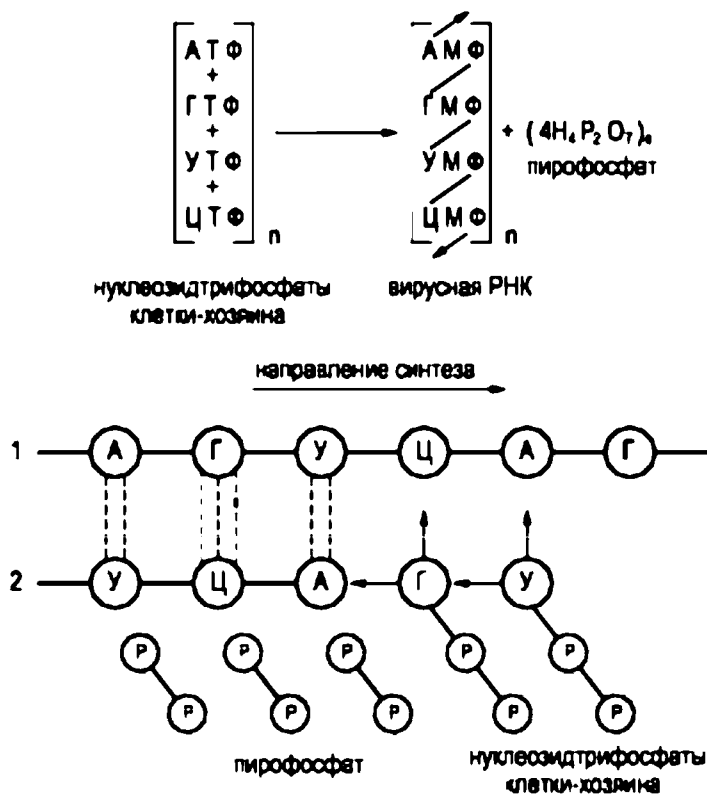


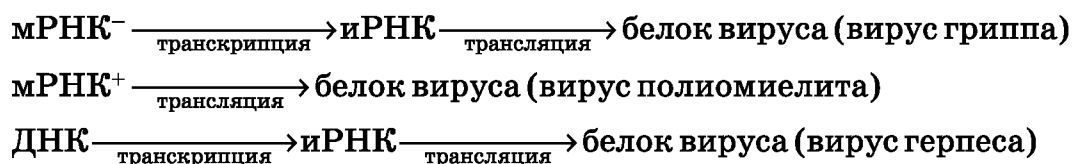
Рис. 65

Схема репликации вирусной РНК в клетке-хозяине:
1 — матричная РНК вируса; 2 — комплементарная РНК вируса.

В результате многократно повторяющегося синтеза вирусной нуклеиновой кислоты начинается реализация содержащейся в ней генетической информации, которая протекает в соответствии с известными процессами транскрипции и трансляции.

У некоторых вирусов матричная РНК выполняет одновременно роль информационной РНК (ее обозначают мРНК⁺), у других вирусов — только роль матричной (мРНК⁻).

Поскольку генетический аппарат вирусов достаточно разнообразен, то и передача наследственной информации у разных вирусов имеет свои особенности. Для некоторых ДНК- и РНК-содержащих вирусов эти процессы протекают соответственно схемам:



В 1970 г. лауреатами Нобелевской премии генетиками Дэвидом Балтимором и Говардом Теминым была открыта *обратная транскриптаза (ревертаза)*, получившая название *РНК-зависимой ДНК-полимеразы*. Этот фермент обнаружен,

например, у вирусов *СПИДа*, *лейкемии мышей*, *саркомы птиц*. Благодаря интеграции в хромосому клетки-хозяина такие вирусы способны длительное время существовать в заражённых организмах, не вызывая каких-либо симптомов болезни.

Для таких вирусов схема реализации генетической информации будет следующей.

мРНК $\xrightarrow{\text{общая транскрипция}}$ комплДНК $\xrightarrow{\text{транскрипция}}$ иРНК $\xrightarrow{\text{трансляция}}$ белок вируса

Некоторые вирусы способны после проникновения в клетку встраиваться (интегрироваться) в ее ДНК (хромосому). Такой тип взаимодействия получил название интегративного, или виrogenии. Способностью к интеграции в геном своего хозяина обладают как ДНК-содержащие, так и РНК-содержащие вирусы (рис. 66). Последние вначале синтезируют свою ДНК-копию (осуществляют обратную транскрипцию), после чего ДНК-копия интегрируется в ДНК клетки-хозяина, переходя в состояние, называемое ДНК-провирусом.

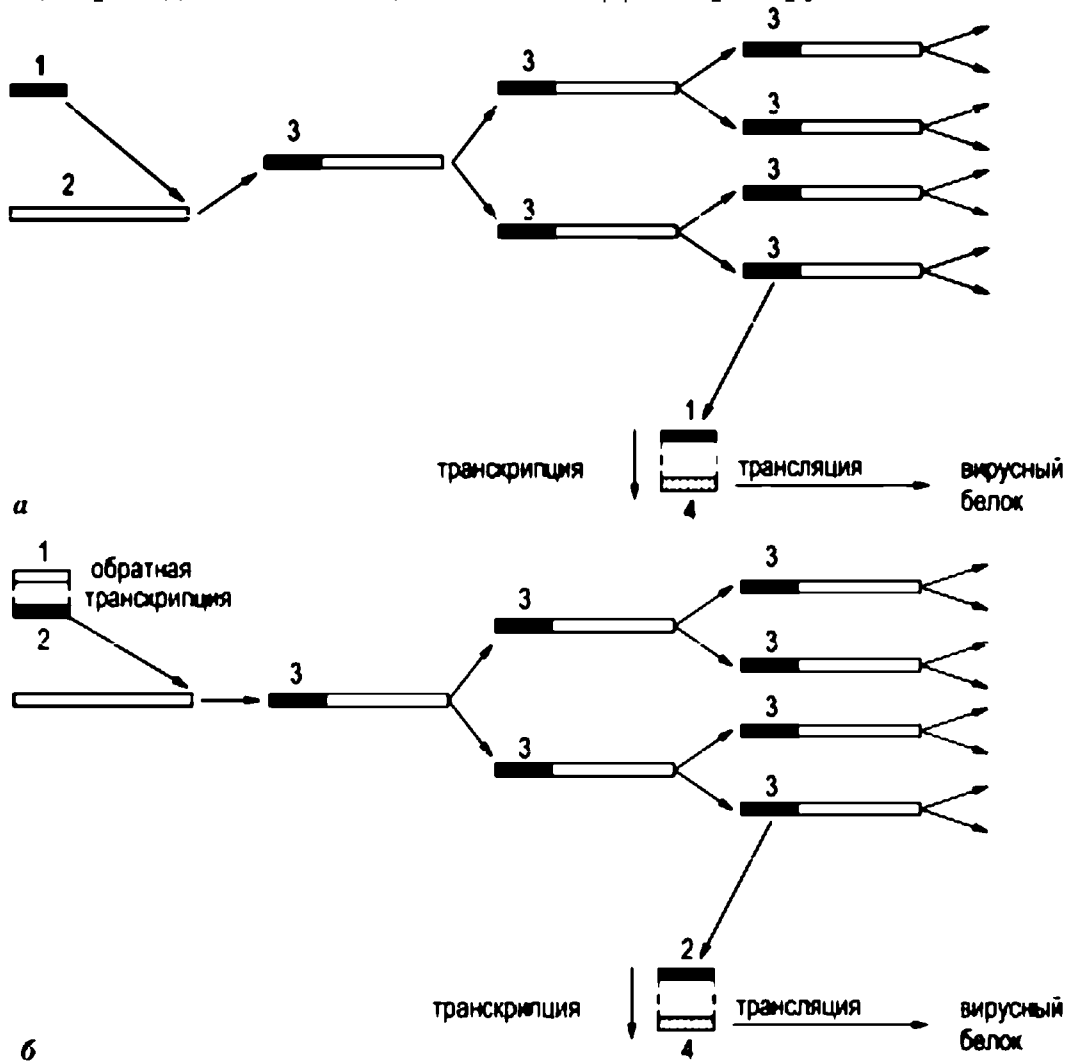


Рис. 66

Схема интеграции вируса (а — ДНК-содержащего, б — РНК-содержащего) в геном клетки-хозяина:
 а: 1 — автономная ДНК вируса; 2 — ДНК клетки-хозяина; 3 — интегрированная ДНК вируса (провирус); 4 — информационная РНК вируса;
 б: 1 — РНК вируса; 2 — комплементарная ДНК вируса; 3 — интегрированная ДНК вируса (провирус); 4 — информационная РНК вируса.

ДНК-провирус реплицируется («размножается») вместе с клеточной ДНК, но фенотипически может не проявляться, обуславливая бессимптомное вирусоносительство, которое в многолетних организмах может продолжаться в течение нескольких лет. В других случаях ДНК-провирус придает клетке новые свойства, обуславливая, например, возникновение хронических заболеваний.

Способностью к такому интегративному взаимодействию с ДНК клетки-хозяина обладают некоторые вирусы бактерий, ретровирусы птиц, млекопитающих, человека (например, вирус гепатита В и вирус СПИДа). Для одних вирусов интеграция с геномом хозяина — обязательный этап инфекционного процесса, для других — явление случайное.

Рассмотренные особенности вирусов дали основание некоторым ученым поставить под сомнение их принадлежность к живой природе и считать их особым образом организованными молекулами. Однако возобладали взгляды на вирусы как на мельчайшие неклеточные формы жизни, которым присущи важнейшие признаки живого — наследственность и изменчивость.

Бактерии. Исследование структуры нуклеоида и бактериальных плазмид выявило принципиальные различия между бактериями и эукариотами в строении их ДНК. Одно из таких различий — почти полное отсутствие в бактериальных ДНК некодирующих участков — интронов, а также генов с идентичными функциями (дублеров), которые характерны для ДНК эукариот. Поэтому экспрессия генетической информации, то есть совокупность процессов транскрипции и трансляции, у бактерий имеет ряд особенностей. Сопоставим эти процессы в бактериальной и эукариотической клетках (рис. 67).

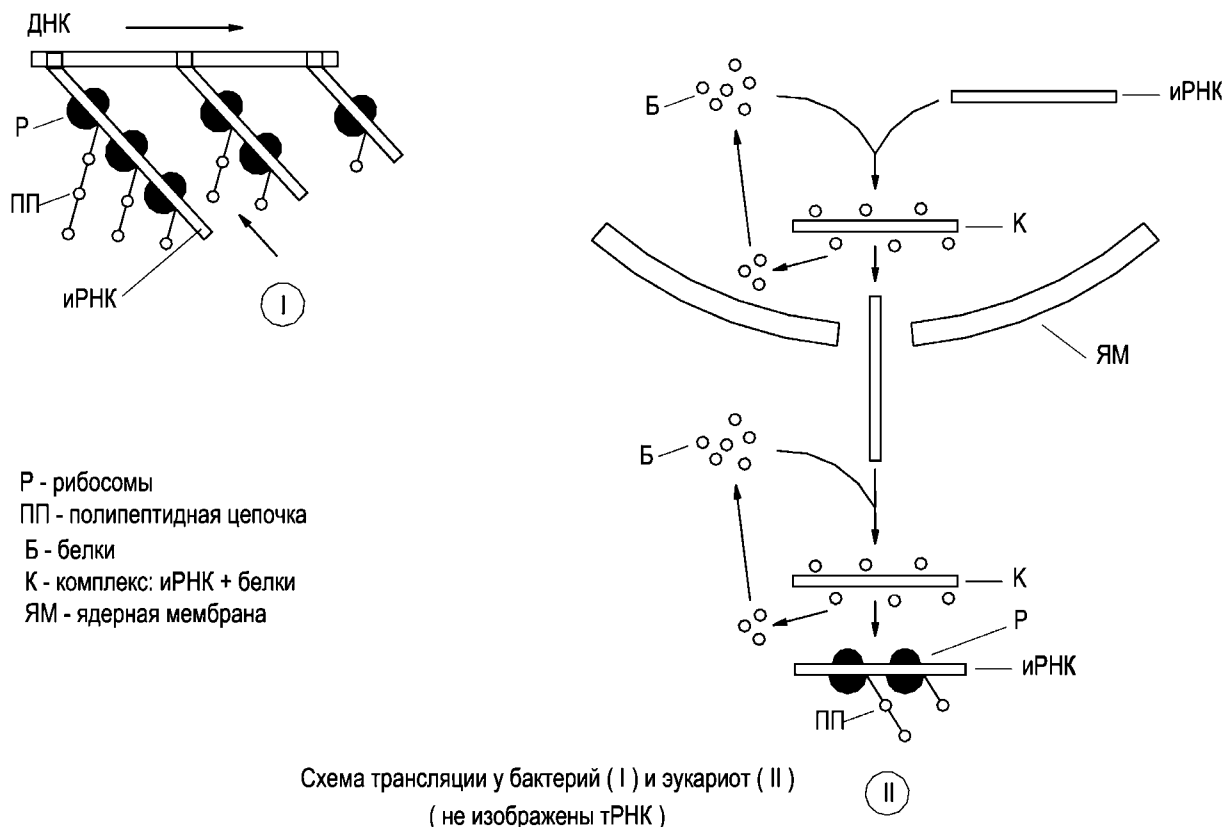


Рис. 67

Экспрессия генетической информации у прокариот и эукариот

Транскрипция у бактерий протекает менее сложно, чем у эукариот, поскольку отсутствие несмысловых зон (интронов) исключает необходимость «дозревания» иРНК. Напротив, у эукариот вначале синтезируется незрелая иРНК (с интронными копиями), которая в процессе сплайсинга приобретает окончательную структуру. Сплайсинг, то есть удаление несмысловых участков иРНК, — это процесс, требующий активности ансамбля из десятка ферментов, большого запаса энергии и времени.

Как известно, в эукариотической клетке в процессе трансляции информационная РНК синтезируется на матрице ДНК в ядре клетки, которое отделено от цитоплазмы ядерной мембраной. Для того чтобы покинуть ядро, иРНК должна претерпеть весьма сложные преобразования. Вначале особые ядерные белки (информатины) соединяются с иРНК, образуя ансамбль, в составе которого иРНК подходит к ядерной мембране, а при прохождении через нее оставляет белковое сопровождение внутри ядра. После выхода из ядра молекулу иРНК вновь окружают особые белки, образуя другой нуклеопротеин — информосому. В таком состоянии информационная РНК ожидает соединения с рибосомой. Такая цепочка превращений иРНК в эукариотической клетке требует больших затрат пластических веществ, энергии и времени.

Напротив, в бактериальной клетке этот процесс протекает значительно проще. Отсутствие в клетке ядра приводит к уникальному явлению: процессы транскрипции и трансляции в бактериальной клетке не разобщены, но накладываются во времени и в пространстве. На матрице бактериальной ДНК синтезируется молекула иРНК, т. е. осуществляется транскрипция, но, в отличие от эукариот, она протекает непосредственно в цитоплазме, где в подвешенном к плазматической мембране состоянии располагается ДНК. Здесь же, в цитоплазме, находятся и рибосомы, которые по мере синтеза фрагментов иРНК с ними соединяются, и начинается синтез белка.

Эти различия в экспрессии генетической информации определяют существенные различия между бактериями и эукариотами в скорости синтеза белка. Скорость синтеза белка определяет, в свою очередь, огромную скорость размножения, характерную для бактерий.

Так, при благоприятных условиях деление каждой клетки может повторяться через 20–30 мин. Расчеты показывают, что за 30 ч беспрепятственного размножения масса бактерий составит 90 кг, а за 3 сут. — $1,4 \cdot 10^{17}$ т, то есть в несколько тысяч раз превысит массу всех живых организмов на земной поверхности. Возбудитель опасной болезни холеры — холерный вибрион за 30 ч мог бы дать потомство, способное покрыть сплошным слоем всю поверхность Земли. Слонам для этого потребовалось бы 3500 лет!

Приведенные расчеты, разумеется, носят гипотетический характер, но возникающие порой эпидемии холеры, чумы и других опасных бактериозов заставляют относиться к таким расчетам вполне серьезно.

Способность к быстрому размножению имеет для бактерий важное приспособительное значение, способствуя сохранению вида. Отсутствие у них сложной адаптации в связи с низким уровнем общей организации могло бы привести к быстрому вымиранию многих видов. Но необычайная скорость размножения избавляет эти микроорганизмы от такой участи. В случае неблагоприятных условий (длительной засухи и пр.) бактерии погибают массово. Но достаточно сохранить-

ся микроскопической популяции, насчитывающей всего несколько клеток, чтобы при наступлении благоприятных условий из них развилась огромная масса таких же организмов, способных вновь заселить большие пространства земной поверхности.

Таким образом, важнейшие биохимические особенности организации бактерий обуславливают конкурентные преимущества, которые позволяют этим микроорганизмам, несмотря на низкий уровень общей организации, колонизировать практически все доступные живым организмам экосистемы нашей планеты.

Среди прокариотических организмов обособленное положение занимают представители домена (надцарства) *Археи*. Эти прокариоты отличаются от бактерий отсутствием настоящего муреинового каркаса клеточной стенки, а в составе липидных мембран архей (в отличие от других организмов) присутствуют не жирные кислоты, а изопрены. Археи также отличаются от других микроорганизмов составом и структурой рибосомальных РНК (16S и 5S р-РНК) и транспортных РНК.

По ряду признаков, среди которых — процессы репликации и репарации ДНК, наличие белков гистонов, формирующих с ДНК нуклеопротеины, а также механизмы процессинга РНК, археи близки к эукариотическим организмам. Поэтому археи сочетают некоторые особенности матричного синтеза биополимеров, типичные, с одной стороны, для бактерий, а с другой — для эукариотических клеток.

Согласно одной из гипотез, в древности существовали некие общие предки современных организмов — протобионты, которые могли дать начало трем самостоятельным ветвям эволюционного древа — прокариотическим археям и бактериям и эукариотическим организмам (рис. 68). Эта гипотеза базируется, в частности, на отмеченных выше биохимических и молекулярно-генетических признаках архей и бактерий. Таким образом, достижения биохимической науки становятся эффективным инструментом ученых в развитии представлений о путях эволюции живой природы.

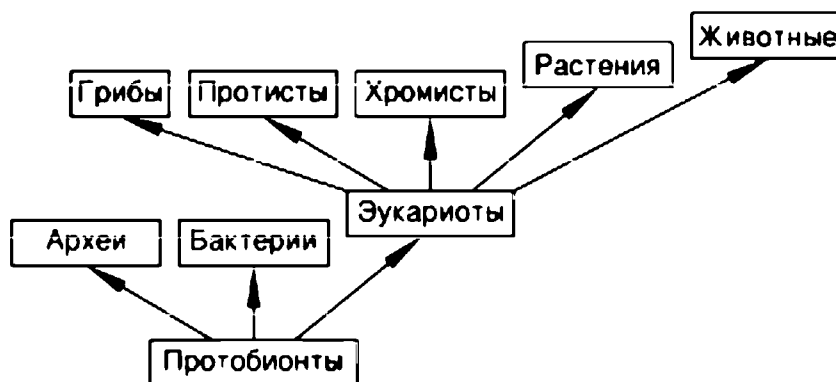


Рис. 68

Пути возможной эволюции живой природы

ГЛАВА 4. СИНТЕЗ ИСКУССТВЕННЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПОЛИМЕРОВ

Открытие в середине XX в. фундаментальных закономерностей матричного синтеза важнейших биологических полимеров — нуклеиновых кислот и белков — стало знаменательным событием в биологии. С этого момента учёные не оставляли попыток воспроизвести в своих лабораториях ключевые биохимические процессы, лежащие в основе явлений наследственности. Одной из целей этих разработок стало создание *искусственных нуклеиновых кислот* и *искусственных белков*, обладающих ценными для человека признаками. Ветви науки биотехнологии, ориентированные на достижение этих целей, стали называть соответственно *генетической инженерией* и *белковой инженерией*.

СИНТЕЗ НУКЛЕИНОВЫХ КИСЛОТ

В 1972 г. американскому учёному, лауреату Нобелевской премии Полу Бергу с сотрудниками впервые удалось создать искусственную (гибридную) молекулу ДНК. Для этого он объединил фрагменты ДНК *вируса обезьяны SV40* и *λ-вируса кишечной палочки*. Примечательно, что эта генно-инженерная операция была осуществлена не в биологической среде (лат. *in vivo*), а вне клетки (*in vitro* — «в пробирке»). Так состоялось рождение новой, стремительно развивающейся области биологии — генетической инженерии (раздел 6).

Первый полный ген, кодирующий *тирозиновую тРНК* дрожжей, был синтезирован в 1976 г. американским биохимиком, лауреатом Нобелевской премии Х. Кораной. На рисунке 69 приведена схема этой генно-инженерной операции. Вначале химическим методом синтезируют 10–20-членные одноцепочечные фрагменты ДНК (*олигонуклеотиды*). Затем с помощью ферментов ДНК-лигаз из них собирают двухцепочечные фрагменты ДНК (*дуплексы*). Далее фрагменты ДНК «сшивают» между собой и получают полный ген.

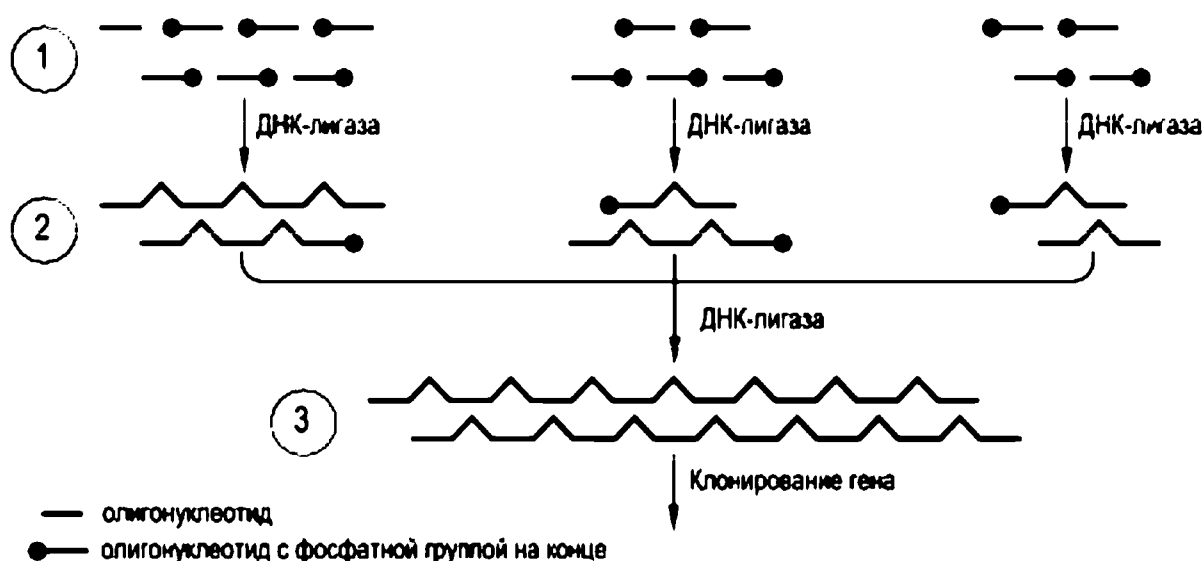


Рис. 69

Химико-ферментный синтез ДНК (по Х. Коране):

1 — синтетические одноцепочечные олигонуклеотиды; 2 — двухцепочечные фрагменты ДНК (дуплексы); 3 — целевой фрагмент ДНК (целевой ген).

Бурному развитию исследований по конструированию молекул ДНК способствовала разработка методов расшифровки нуклеотидной последовательности фрагментов ДНК. Эти методы называются *методами секвенирования ДНК* (от *англ.* sequence — последовательность).

Для исследования генетического материала необходимо накопить анализируемую ДНК в достаточно большом количестве. С этой целью осуществляют увеличение числа копий исходного образца ДНК, или *амплификацию ДНК* (*лат.* amplificatio — увеличение, приумножение).

В середине 1980-х гг. был разработан метод амплификации, получивший название *полимеразной цепной реакции* (ПЦР). Сущность метода состоит в искусственном синтезе копий исследуемой ДНК в количестве, необходимом для его последующего анализа. Используя метод ПЦР, можно приумножать исследуемый фрагмент ДНК в миллион и более раз. Это позволяет выявлять индивидуальные гены даже в очень больших и сложных геномах, например в геноме человека.

Чувствительность метода такова, что с его помощью можно выявить необходимую последовательность нуклеотидов даже в том случае, если она встречается 1 раз в образце из 100 000 клеток. Причём для такого анализа необходимо всего лишь 10^{-9} г ДНК. В настоящее время лаборатории учёных оснащены автоматизированными системами, существенно облегчающими проведение ПЦР.

Метод ПЦР нашел широкое применение в биологии и медицине. Например, с его помощью проводят раннюю диагностику ВИЧ-инфекции и генетических болезней человека, что не удаётся осуществить другими методами.

Разработка методов выявления и клонирования генов, несущих ценные для человека признаки, открыла новую страницу в биотехнологии. *Трансгенные*, то есть генетически изменённые, микроорганизмы, растения и животные с каждым годом оказывают всё более заметное влияние на жизнь человека.

Учёные надеются, что благодаря использованию достижений генетической инженерии в медицине человек сможет в недалёком будущем избавиться от опасных наследственных болезней, перед которыми многие поколения врачей были бессильны. В настоящее время выявлено около 1000 генов человека, повреждение которых приводят к таким болезням. Например, мутация одного из этих генов приводит к опасному заболеванию крови — *серповидной анемии* (раздел 2, гл. 2). Специалисты в области медицинской генетики настойчиво разрабатывают основы *генной терапии*, цель которой — преодоление этих наследственных патологий человека.

СИНТЕЗ БЕЛКОВ

Конструирование белков с изменёнными (по отношению к природным прототипам) свойствами получило название *белковой инженерии*. Становлению и развитию этого направления биотехнологии способствовало накопление данных о первичной и трёхмерной структуре белковых молекул, а также разработка методов пространственного моделирования белков.

Одно из направлений белковой инженерии — это создание гибридных молекул белков, или так называемых *химерных белков* (*химера* — в древнегреческой мифологии чудовище с фрагментами тела льва, козы и змеи). Гибридными белками называют такие соединения, которые содержат фрагменты различных природных белковых молекул.

Примером успешной разработки в этой области стало создание *гибридных интерферонов* человека — защитных белков, играющих важную роль в реакциях иммунитета (раздел 2, гл. 8). В организме человека обнаружено несколько типов и подтипов этих белков, которые различаются спектром защитного действия. Создавая гибриды между родственными интерферонами, можно получить варианты, превосходящие по своим защитным свойствам их «родителей».

Для всех типов интерферонов человека в настоящее время идентифицированы соответствующие гены, а также осуществлена гибридизация некоторых из них. В результате были получены гибридные интерфероны, которые проявляли большую активность против вирусов по сравнению с исходными формами.

Другое важное направление белковой инженерии — это создание искусственных вакцин на основе фрагментов белков патогенных микроорганизмов. Как известно, белки являются *антигенами*, запускающими в организме человека и животного иммунологические реакции (раздел 2, гл. 8). Если создать вакцину на основе гибридных белков, объединяющих белковые фрагменты разных видов паразитов, то такая вакцина будет защищать одновременно от нескольких болезней.

Примером успешной реализации этого направления белковой инженерии стало создание вакцины, эффективной одновременно против *гепатита В* и *ящура*. Другая вакцина, созданная методами белковой инженерии, защищает от *гепатита В* и *оспы*. Подобные вакцины получили название *искусственных иммуногенов*, или *генно-инженерных вакцин*.

Перспективное направление генетической и белковой инженерии — это введение в клетки (растений, животных) генов, кодирующих вирусные белки, в особенности их мутационные формы, в результате чего создаётся *внутриклеточный иммунитет* к соответствующим вирусам (раздел 6). Таким образом, методы белковой инженерии создают реальные перспективы для конструирования принципиально новых лекарственных средств для практической медицины и ветеринарии.

Раздел 5

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ В БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ

ГЛАВА 1.

ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ОБ ОБМЕНЕ ВЕЩЕСТВ

Жизнь — это одна из форм существования материи, закономерно возникающая при определённых условиях в процессе её развития. Общеизвестно, что одним из главных отличительных признаков живого служит **обмен веществ**.

В природе всё взаимосвязано. Природные тела Земли — живые и неживые — находятся в прямом или опосредованном взаимодействии, которое приводит к изменению их физического состояния и химического состава: происходит разрушение одних химических соединений и построение других.

Такие химические преобразования в *неживой* природе широко известны. Например, под воздействием воды и находящихся в ней протонов (H^+) происходит разрушение минералов, содержащих кальций и магний ($CaCO_3$, $MgCO_3$). В результате этих процессов атмосфера и гидросфера Земли обогащаются углекислым газом, а почва и водоёмы — катионами Ca^{2+} , Mg^{2+} .

Вносимые в почву растворимые фосфорные удобрения (например, KH_2PO_4 , $NH_4H_2PO_4$) взаимодействуют с катионами щелочноземельных металлов (Ca^{2+} , Mg^{2+}) и образуют слаборастворимые соединения $Ca_3(PO_4)_2$, $Mg_3(PO_4)_2$. В результате фосфор, важнейший для растений питательный элемент, становится для них временно недоступным.

Принципиальным отличием химических превращений в *живой* природе является их строгая упорядоченность. В результате живые существа не только изменяются, но и — что очень важно — **самообновляются**.

В самообновлении состоит принципиальное отличие *организма* — *саморегулирующейся биологической системы*, способной длительно поддерживать своё существование и воспроизводить себе подобные живые тела.

В основе самообновления организма лежит:

- 1) **поглощение** из внешнего мира химических соединений;
- 2) **преобразование** этих соединений в элементы своего тела;
- 3) **выведение** из организма во внешнюю среду продуктов жизнедеятельности.

Совокупность этих трёх процессов получила название **общего обмена веществ** (рис. 70).

Термин «*общий*» указывает на то, что в сфере нашего внимания находятся не только процессы химических превращений *внутри* данного организма, но и его взаимодействие с объектами *внешнего* (по отношению к индивидуальному организму) мира. Такое взаимодействие является предметом изучения одного из направлений биологической химии — *экологической биохимии*. Если мы ограничимся рассмотрением только биохимических процессов, протекающих внутри организма, то предметом нашего анализа окажется **промежуточный обмен веществ**, или **метаболизм**.

Первые обстоятельные исследования обмена веществ животных и растений предпринял основоположник российской науки Михаил Васильевич Ломоносов. Наш выдающийся соотечественник заложил научные представления об обмене веществ организмов на основе открытого им всеобщего закона сохранения веще-

ства и энергии (1784), сформулированного в обобщённом виде французским химиком А. Лавуазье в 1789 г.

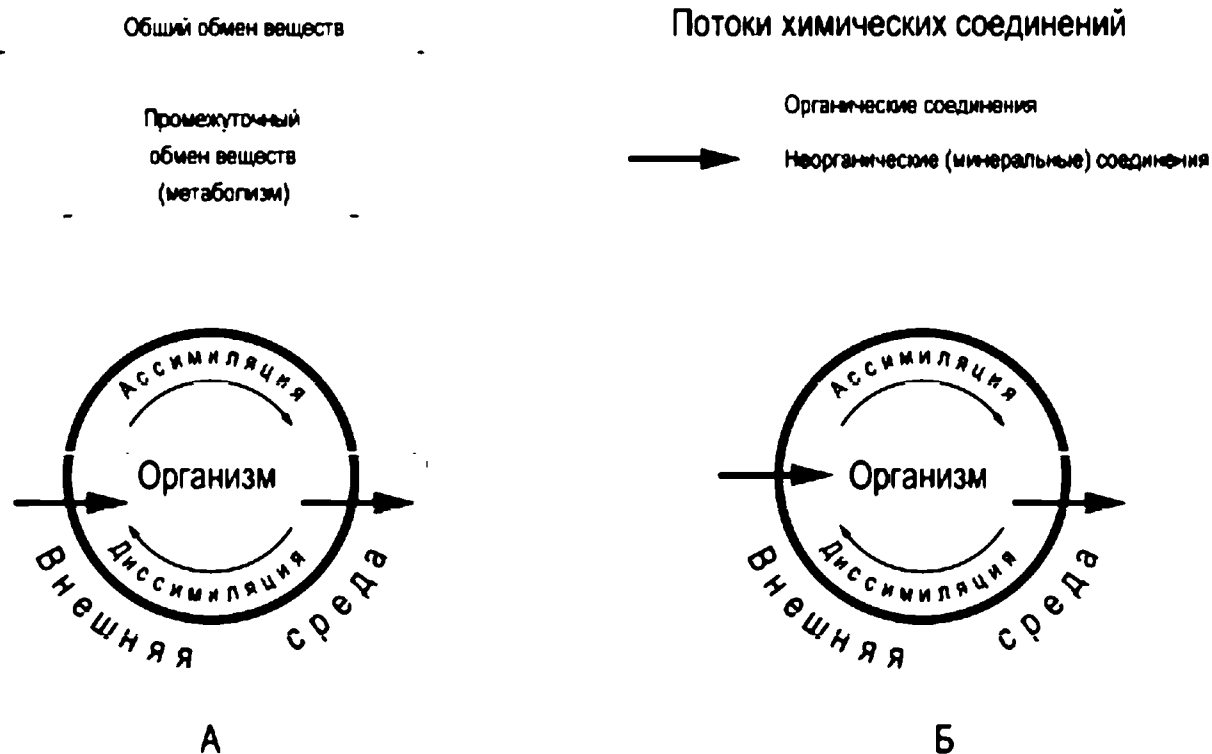


Рис. 70

Схема обмена веществ у автотрофных (А) и гетеротрофных (Б) организмов

ГЛАВА 2.

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ, ЭНЕРГИИ И ИНФОРМАЦИИ В ОРГАНИЗМЕ

Основу обмена веществ организма составляют:

- 1) *химические превращения веществ*, поступающих в организм;
- 2) изменение их *энергетических свойств*;
- 3) *информационное взаимодействие* отдельных элементов биологической системы.

Рассмотрим эти три составляющие обмена веществ.

ХИМИЧЕСКИЕ ПРЕВРАЩЕНИЯ ВЕЩЕСТВ

Химические превращения веществ в организме объединяют два неразрывно связанных между собой и противоположных по направленности процесса — *ассимиляцию* и *диссимиляцию*.

Ассимиляция — это усвоение питательных веществ, поступающих в организм из внешней среды. В процессе жизнедеятельности организм превращает их в усвояемые формы, а затем использует для восстановления и обновления составных элементов своего тела, для синтеза многочисленных, присущих ему сложных соединений. Ассимиляцию также называют *анаболизмом*.

Диссимиляция — это процесс распада, разрушения составных частей организма и выведения во внешнюю среду продуктов обмена веществ (*метаболитов*). Диссимиляцию также называют *катаболизмом*.

Обратимся к ранее рассмотренным примерам химических превращений, отражающих *ассимиляцию* (уравнения (2.26), (2.54), (2.59)) и *диссимиляцию* ((2.38), (2.50), рис. 21).

Какова роль химических соединений, ассимиляция которых лежит в основе существования любого организма? Во-первых, это *пластические вещества* (от греч. пластос — вылепленный, созданный), из которых организм строит структурные единицы своего тела (клетки, ткани и органы). Во-вторых, они служат *источником энергии*, необходимой для жизнедеятельности организма.

Обмен веществ в общем виде представлен на рисунке 70. Оценим различия между питательными веществами, необходимыми:

- 1) *автотрофным* организмам;
- 2) *гетеротрофным* организмам.

Напомним, что принципиальные различия между этими двумя группами живых существ заключаются в природе *соединений углерода*, которые они способны ассимилировать (раздел 1, гл. 1).

Автотрофные организмы в качестве источника углерода способны усваивать *неорганические (минеральные) соединения* CO_2 (реже — CO). Гетеротрофные организмы нуждаются в поступлении из внешней среды *органических соединений углерода*, синтезированных автотрофными организмами. Все организмы (автотрофы и гетеротрофы), кроме углерода, нуждаются и в других биогенных химических элементах.

Во внешнюю среду в процессе диссимиляции организмы выделяют продукты своей жизнедеятельности, называемые *метаболитами*. С одной стороны, это мо-

гут быть *минеральные соединения* биогенных элементов (С, О, Н, Р и др.), а с другой стороны, малоценные для организма *органические соединения* (экскременты животных, отмершие листья, цветки и корни многолетних растений и пр.). Нередко выделяемые во внешнюю среду соединения служат *сигнальными веществами* — средством химической коммуникации между организмами (раздел 2, гл. 9).

Химические реакции, протекающие в процессе обмена веществ, сопряжены с преобразованием энергии. Распад сложных органических соединений в процессе диссимиляции ведёт к *высвобождению* энергии, а их синтез в процессе ассимиляции сопряжён с *поглощением* энергии. Высвобождение и поглощение энергии — это две стороны *энергетического обмена*, к рассмотрению которого мы переходим.

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН

Источники и эффективность потребления энергии. Энергетическим источником для *автотрофных* организмов служат:

- 1) солнечный свет — для фотоавтотрофных организмов (раздел 2, гл. 1);
- 2) реакции окисления минеральных соединений — для хемоавтотрофных бактерий (там же).

Оценим, насколько эффективно используют энергию света главные фотосинтетики Земли — растения. Учёные подсчитали, что, например, растения пшеницы в солнечный день способны ассимилировать за 1 сут. в среднем от 50 до 100 г CO_2 в пересчёте на 1 м² листовой поверхности. Это сопровождается увеличением массы растений в среднем на 7–20 г/м² (в пересчёте на сухое вещество).

В целом же на Земле ежегодно автотрофные организмы производят около 0,1 млрд т органических веществ. При этом растения используют для увеличения биомассы в среднем лишь *0,2% поглощённой солнечной энергии (коэффициент полезного действия фотосинтеза)*. Этот показатель существенно выше у культурных растений (табл. 36).

Таблица 36

Урожайность культурных растений и коэффициент полезного действия фотосинтеза (КПД ФС)

Культурное растение	Урожайность, т/га	КПД ФС, %
Пшеница	5,0	0,5
Кукуруза	10,0	1,1
Сахарная свекла	17,5	1,9

Энергетическим ресурсом для *гетеротрофных* организмов служат те органические соединения, ассимиляция которых лежит в основе их существования. Сравним эффективность ассимиляции у некоторых гетеротрофных организмов.

Согласно расчётам учёных, у человека в течение всей жизни на возобновление массы тела расходуется в среднем около 5% энергии, содержащейся в пище, а у большинства животных этот показатель значительно выше. Объясняется это тем, что у человека в течение жизни на работу и теплообразование расходуется около 2900000 кДж на каждый килограмм массы, что в несколько раз больше, чем у животных (табл. 37).

Таблица 37

Показатели энергетического обмена у животных и человека

Организмы	Потребление энергии на 1 кг массы тела в течение жизни (кДж)	Энергия, затраченная на возобновление массы тела (в % от потреблённой)
Лошадь	685 000	33
Корова	592 000	33
Собака	690 000	35
Человек	3 300 000	5

Рекордсменами по эффективности использования энергии питательных веществ являются грибы и бактерии. Например, гриб пеницилл (*Penicillium notatum*) накапливает 23 г массы (в пересчёте на сухое вещество) на питательной среде, содержащей 20 г кукурузного экстракта, 30 г молочного сахара (лактозы) и 10 г CaCO_3 . Таким образом, эффективность использования питательных веществ у гриба пеницилла составляет около 40%. Другой широко известный плесневый гриб *мукор* способен превращать до 50% ассимилированной глюкозы в органические вещества своей грибницы.

Следующие данные иллюстрируют сравнительную эффективность ассимиляции у растений, животных и дрожжевых грибов. Расчёты показали, что, растения сои общей массой 500 кг способны за 1 сут. синтезировать 40 кг белков, корова такой же массы — 0,5–1,5 кг белков в сутки, а клетки дрожжей массой 500 кг производят до 1500 кг белков в сутки.

Как показали расчёты, получение грибного белка значительно выгоднее, чем мясного. Если при скормливании 1 кг корма корове получают около 14 г белка, то использование 1 кг углеводов с добавкой неорганического азота позволяет получить 136 г белка гриба. По этой причине микроорганизмы нашли широкое использование в биотехнологических процессах, в частности при производстве кормового и пищевого белка (раздел 6).

Различные органические соединения, участвующие в обмене веществ, имеют разную энергетическую ценность для организма.

Все органические соединения обладают определённым запасом энергии, которая при распаде этих соединений может быть частично использована организмом. В честь американского физика-теоретика, одного из создателей химической термодинамики Дж. Гиббса эту энергию называют *свободной энергией Гиббса* и обозначают символом ΔG .

Для некоторых органических соединений значения свободной энергии приведены в таблице 38, а знак (–) указывает на то, что при распаде этих соединений количество свободной энергии в них уменьшается.

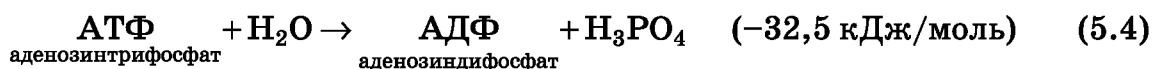
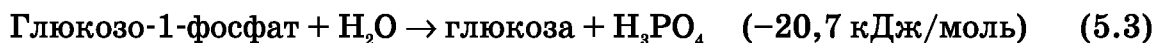
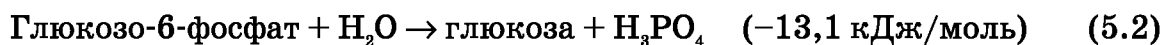
Таблица 38

Свободная энергия некоторых органических соединений

Соединение	кДж/моль	Соединение	кДж/моль
Сахароза	–1544,7	Уксусная кислота	–389,4
Глюкоза	–919,5	Глицерин	–477,1
Мочевина	–197,1	Ацетон	–155,4
Масляная кислота	–376,6	Метан	–50,8

Главную роль в энергетическом балансе любого организма играют химические соединения, при распаде которых выделяется особенно большое количество энергии.

Приведём примеры превращений некоторых органических соединений с указанием величины уменьшения их свободной энергии в результате распада (это отражает знак «–»).



Таким образом, гетеротрофные организмы, поглощая из внешней среды органические соединения, частично используют запасённую в них свободную энергию для своей жизнедеятельности.

Преобразование энергии. Энергия, которая высвобождается при распаде богатых энергией соединений (в процессе *диссимиляции*), поглощается при синтезе биоорганических соединений (при *ассимиляции*). Если организм получает извне достаточное количество энергии, он восстанавливает «арсенал» богатых энергией соединений.

Важнейшую роль в энергетике любого организма — от бактерии до человека — играет *аденозинтрифосфорная кислота (АТФ)*, значение которой в этих процессах мы отмечали ранее (раздел 1, рис. 10). Поэтому при описании биохимических превращений, протекающих с изменением свободной энергии, её количество выражают числом молекул АТФ — синтезированных или распавшихся.

Приведём реакцию распада *глюкозы* на этапе гликолиза в процессе дыхания (раздел 2, рис. 21):



Из уравнения реакции (5.5) следует, что распад 1 молекулы глюкозы на 2 молекулы пировиноградной кислоты сопровождается синтезом 2 молекул АТФ. Следовательно, это сопряжено с появлением двух новых ковалентных связей, которые можно выразить в единицах свободной энергии (65 кДж/моль).

На этом примере мы видим, что в «комфортных» для организма условиях процессы *распада* всегда сопровождаются процессами *синтеза*. Между распадом и синтезом веществ поддерживается *динамическое равновесие*, что служит основой устойчивости организма как биологической системы. На основании приведенных примеров (5.1)–(5.5) можно сделать следующий вывод.

Энергетический обмен представляет собой *перераспределение свободной энергии* между: а) соединениями, вступившими в химическую реакцию, и б) продуктами этой реакции.

Для иллюстрации этого определения вновь обратимся к уравнению (5.5). В результате описанных превращений суммарная свободная энергия *1 молекулы*

глюкозы и 2 молекул АДФ (левая часть уравнения) частично преобразовалась в свободную энергию 2 молекул пировиноградной кислоты и 2 молекул АТФ (правая часть уравнения). Часть энергии при этом рассеялась в виде тепла (в соответствии со вторым законом термодинамики).

Между тем энергетические процессы в организме не ограничены только *перераспределением свободной энергии* между химическими соединениями, но охватывают также *трансформацию различных видов энергии*. Вспомним примеры таких преобразований, приведённые выше:

- *энергия света* в процессе фотосинтеза преобразуется в *химическую (свободную) энергию* органических соединений (раздел 2, гл. 1); обратная трансформация происходит у некоторых организмов, излучающих свет (бактерий, грибов, насекомых-светляков);
- *энергия ультрафиолетовой радиации* или *гамма-излучения* преобразуется в *химическую энергию* свободных радикалов (раздел 1, гл. 1; раздел 3, гл. 2);
- *химическая энергия АТФ* трансформируется в *кинетическую энергию* при сокращении мышцы (уравнение (2.56)), например при движении жгутиков у одноклеточных организмов, или во время расхождения хромосом к полюсам клетки в процессе её деления и т. д.;
- *химическая энергия* преобразуется в *электрическую энергию* при передаче нервного импульса (раздел 5, гл. 3).

Эти примеры (предлагаем читателю продолжить их ряд) позволяют дополнить ранее сделанный вывод следующим обобщением:

Энергетический обмен представляет собой *преобразование различных видов энергии* (химической, тепловой, электрической, световой, кинетической), сопряжённое с *превращениями химических соединений* в организме.

ИНФОРМАЦИОННЫЙ ОБМЕН

Среди большого разнообразия биоорганических соединений, служащих ценным пластическим и энергетическим ресурсом для организма, особое положение занимают *информационные молекулы*.

Они получили такое название потому, что содержат специфическую, не свойственную другим соединениям, информацию о признаках и процессах, играющих ключевую роль в жизни организма. Широко известные информационные молекулы любого организма — это *нуклеиновые кислоты* (ДНК и РНК). ДНК и РНК являются биоорганическими полимерами, которые хранят, копируют и передают неограниченному числу поколений сведения обо всех параметрах организма. Эти сведения, зашифрованные особым биохимическим кодом, называют *генетической информацией*, а универсальный, свойственный всему живому, способ её кодирования — *генетическим кодом* (раздел 4, гл. 2).

Раскрытие информационной роли молекул ДНК и РНК, а также расшифровка генетического кода стали фундаментальным открытием в биологии в XX в. В результате этих открытий наши представления о наследственности и изменчивости — важнейших отличительных признаках живой материи — получили прочную материальную основу.

Вместе с тем раскрытие природы ДНК и РНК как носителей генетической информации породило закономерный вопрос: как управляет организм таким колоссальным объёмом «архивированной» генетической информации, каковы механизмы реализации (экспрессии) этой информации?

Напряжённая работа учёных над этими проблемами привела к раскрытию природы другой важнейшей группы информационных молекул — *белков*. Как мы видели, белки представляют собой биополимеры, обладающие практически неисчерпаемым структурным разнообразием (раздел 2, гл. 2). Многообразие форм жизни на нашей планете в первую очередь обусловлено множеством белковых соединений, составляющих структурную основу живой материи. Другое исключительно важное свойство белков как сигнальных соединений — их высокая чувствительность к изменению условий среды (как внутренней среды организма, так и внешней среды) и способность адекватно реагировать на эти изменения.

Поэтому экспрессия генетической информации, закодированной в молекулах ДНК и РНК, осуществляется с обязательным участием специфических белковых молекул. Наиболее ярко роль белков как регуляторов разнообразных обменных процессов проявляются у высших животных и человека (раздел 2, гл. 7). Здесь роль таких регуляторов берут на себя десятки гормонов белковой (пептидной) природы.

Синтез в организме сигнальных молекул разнообразного химического строения, передача с их помощью информации, её восприятие соответствующими рецепторами — всё это, разумеется, сложные энергозатратные процессы. Они, конечно же, являются частью общего обмена веществ и энергии организма, и было бы неверно искусственно разобщать эти явления. Вместе с тем функции этих соединений настолько своеобразны и уникальны, что мы вправе рассматривать их превращения как особый *информационный обмен*.

Информационный обмен лежит в основе существования не только отдельных клеток, тканей, организмов, но также сообществ организмов — популяций и биоценозов. Примеры участия отдельных химических соединений в обмене информацией между особями одного вида (в популяции) и между представителями разных биологических видов (в биоценозе) приведены в разделе 2, гл. 8 и 9.

Таким образом, важнейшее отличие организмов от неживой природы заключается в том, что они представляют собой *открытые, самовоспроизводящиеся системы, которые обмениваются с внешней средой веществом, энергией и информацией*.

ГЛАВА 3. РОЛЬ ХИМИЧЕСКИХ СОЕДИНЕНИЙ В РЕГУЛЯЦИИ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ

ПРОКАРИОТЫ

Обмен веществ даже у относительно просто организованных прокариотических (доядерных) организмов представляет собой стройный ансамбль многочисленных и тесно сопряжённых химических процессов. Ведущая роль в этих взаимодействиях принадлежит белкам-ферментам. В результате проведённых исследований французские учёные, лауреаты Нобелевской премии Ф. Жакоб и Ж. Моно предложили в 1961 г. общую теорию регуляции синтеза белка у бактерий.

Оказалось, что в составе ДНК бактерий есть как *структурные гены*, несущие информацию обо всём многообразии бактериальных белков, так и «гены-командиры». В свою очередь, среди командиров выделяют *гены-регуляторы* и *гены-операторы*. Ген-оператор «разрешает» или «не разрешает» структурным генам передавать их информацию в рибосомы, где эта информация преобразуется в белковые молекулы. В свою очередь, гены-регуляторы контролируют работу генов-операторов. Обратимся к схеме, отражающей эти процессы (рис. 71).

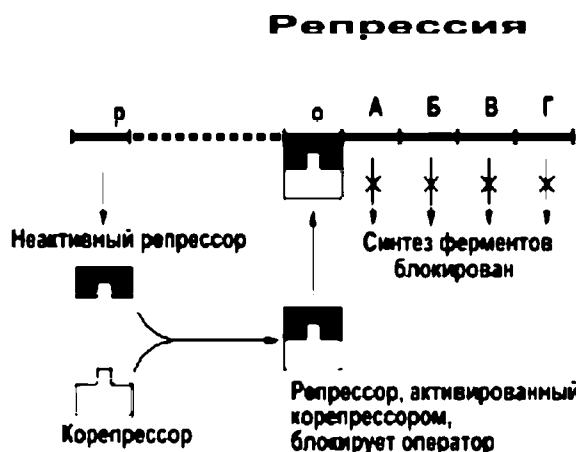
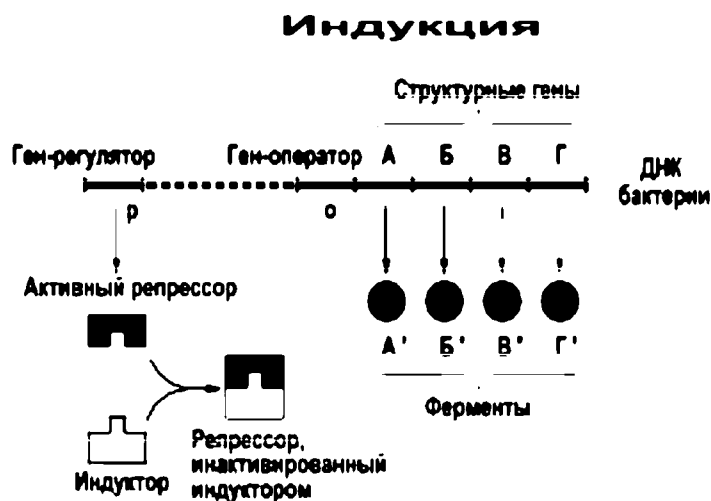


Рис. 71

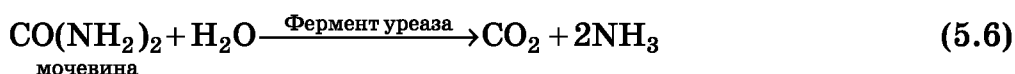
Регуляция экспрессии генетической информации у бактерий

Ген-регулятор постоянно обеспечивает синтез в бактериальной клетке особого *белка-репрессора* (от лат. *repressio* — подавление). Этот белок обладает способностью блокировать работу гена-оператора. С белком-репрессором химически связывается *индуктор* или *корепрессор*; они появляются в клетке при изменении обмена веществ и обладают способностью либо активировать белок-репрессор, либо его инактивировать.

Так у бактерий начинается (или подавляется) синтез тех белков, которые в данной ситуации необходимы (или не нужны) клетке для её нормальной жизнедеятельности. Рассмотрим работу описанной системы регуляции синтеза бактериального белка.

Один из углеводов, которым питаются некоторые бактерии, — это молочный сахар, или *лактоза* (формула (2.19)). Для ассимиляции лактозы клетке необходим особый фермент — *галактозидаза*, — ускоряющий распад лактозы до глюкозы и галактозы. Постоянно синтезировать этот фермент в клетке неэкономично, поэтому он появляется только в присутствии лактозы. В этом случае лактоза служит тем индуктором, который инактивирует белок-репрессор и обеспечивает синтез фермента галактозидазы. Такой тип регуляции белкового синтеза называется *индукцией*.

Другой пример — из области азотного обмена бактерий. Одним из источников азота для этих микроорганизмов служит *мочевина*, или *карбамид*. Это соединение азота бактерии подвергают гидролизу (уравнение реакции (5.6)) с помощью фермента *уреазы* из класса гидролаз (раздел 2, гл. 5). Между тем при избытке мочевины может произойти отравление организма одним из продуктов гидролиза мочевины — аммиаком.



Для предотвращения отравления аммиаком в бактериальной клетке происходит блокировка синтеза фермента уреазы, а корепрессором этого механизма выступает ион NH_4^+ . Такой тип регуляции белкового синтеза назвали *репрессией*.

Таким образом, индукторами или корепрессорами могут служить как органические, так и неорганические соединения. Они играют роль сигнальных молекул, изменяющих направление обменных процессов в бактериальной клетке.

ЭУКАРИОТЫ

Генетический аппарат прокариотических организмов в силу низкого уровня организации приспособлен для регуляции обменных процессов по принципу «всё или ничего». Эукариотические клетки (грибов, растений и животных) — это более совершенные биологические системы. Они способны образовывать многоклеточные организмы, в которых клетки специализированы, то есть имеют разнообразное строение и выполняют различные функции.

Интеграция клеток в единый организм потребовала иного, более совершенного регулирования обменных процессов. Поэтому в клетках эукариотических организмов мы встречаем большое разнообразие механизмов воздействия на генетический аппарат клетки. Взаимно дополняя друг друга, эти механизмы позволяют осуществлять более *тонкое регулирование* обмена веществ, отражающее *нюансы состояния* как самого организма, так и среды обитания. В результате в

эукариотических клетках мы наблюдаем всю гамму активности информационных молекул ДНК и РНК — от полного проявления, или *экспрессии*, до полного подавления, или *репрессии*, содержащейся в них информации.

Среди эукариотов наиболее совершенная регуляция обмена веществ свойственна животным. Филогенез животного мира находит яркое выражение в эволюции *нервной и эндокринной систем*, управляющих обменными процессами в многоклеточном организме. У одноклеточных животных нервная система отсутствует, но некоторые инфузории имеют фибриллы, проводящие возбуждение к двигательным органеллам клетки. У некоторых губок обнаружены связанные с мышечными клетками структуры, сходные с нервными волокнами.

Древнейший тип нервной системы — *диффузный*, или *сетчатый*. Он появляется у кишечнополостных, но уже у червей, членистоногих, моллюсков и иглокожих мы наблюдаем появление *узловой* (цепочечной, или ганглионарной) нервной системы. На более поздних этапах эволюции, в результате централизации нервных ганглиев, развивается *трубчатая*, или *хордовая*, нервная система.

Позднее нервной системы в филогенезе животных развились специализированные органы — железы, выделяющие физиологически активные химические соединения, воздействующие на обменные процессы. Вначале эти сигнальные вещества передавались только при контакте клеток. Передача их непосредственно от клеток к клеткам протекает очень медленно и филогенетически является более древней, чем распространение через кровь.

На последующей стадии развития появляются физиологически активные химические соединения, которые действуют на большом расстоянии от места их образования — то есть на дистанции. Они получили название *дистантных активаторов*, а их появление стало возможным лишь с развитием кровеносной и лимфатической систем организма, обеспечивающих быстрый транспорт этих соединений к клеткам-мишеням.

Продуцентами таких физиологически активных соединений, получивших название *гормонов*, являются железы внутренней секреции, или *эндокринные железы*, которые в совокупности образуют *эндокринную систему* организма (раздел 2, гл. 7).

Рассмотрим примеры участия химических соединений в деятельности нервной и эндокринной систем организма.

Передача нервного импульса. Как известно, основу нервной системы составляют нервные клетки — *нейроны*. Нейроны выполняют функцию восприятия и проведения нервных импульсов. У высших беспозвоночных и позвоночных животных нервная система состоит из нейронов, которые соприкасаются друг с другом, а области их контакта называются *синапсами*. В процессе исторического развития нервной системы происходило усложнение контактов между нейронами. На ранних стадиях эволюции передача нервного импульса осуществлялась только электрическим путем, за счёт изменения *мембранного потенциала клетки*. Он, в свою очередь, обусловлен различиями в концентрации ряда ионов внутри и снаружи клетки.

Ведущую роль в возникновении мембранного потенциала играют ионы калия, натрия и кальция. Концентрация *ионов K^+* в цитоплазме живой клетки всегда выше по сравнению с внеклеточной жидкостью. Напротив, содержание *катионов Na^+ и Ca^{2+}* в цитоплазме значительно ниже, чем вне клетки. В то же время в цито-

плазме накапливаются анионы (как органические, так и неорганические) в связи с низкой проницаемостью для них клеточных мембран. Поэтому внутри клетки создается *отрицательный* электрический заряд, а снаружи — *положительный* заряд.

Ключевая роль в создании мембранного потенциала клетки принадлежит системе, которая получила образное название *натрий-калиевого насоса*. В основе работы «насоса» лежит деятельность фермента, получившего название *натрий-, калий-зависимой АТФазы*. Этот фермент ускоряет гидролиз молекулы АТФ до АДФ, а высвобождающаяся при этом энергия обеспечивает перенос двух ионов K^+ внутрь клетки и трёх ионов Na^+ наружу, в межклеточную жидкость (рис. 72).

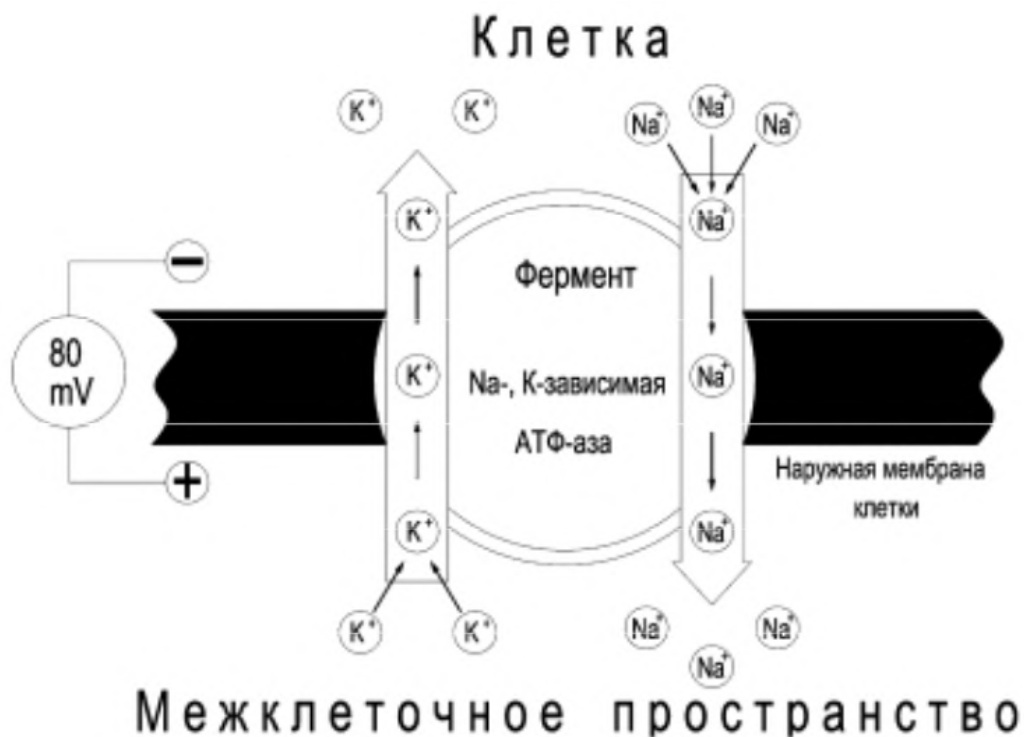


Рис. 72

Схема функционирования натрий-калиевого «насоса» в мембране клетки (пояснения в тексте)

В результате создаётся разность потенциалов, которая может достигать нескольких десятков милливольт. Наличие мембранного потенциала играет важную роль в передаче нервного импульса вдоль отростков нейронов (аксонов), соединяющих нервные клетки между собой и с исполнительными клетками (мышечной ткани и др.).

Нервный импульс представляет собой перемещающийся вдоль аксона потенциал, возникающий в результате повышения проницаемости участка аксона для ионов Na^+ . Эти катионы устремляются в клетку, нейтрализуя её отрицательный заряд, что в итоге приводит к повышению потенциала до +40–50 мВ. Скорость распространения импульса достигает нескольких десятков метров в секунду.

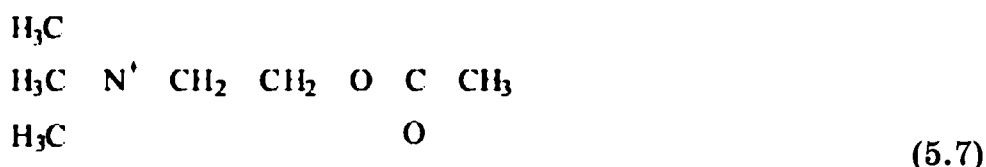
Передача электрического импульса может происходить не только в нервной ткани, но и в других тканях. Это явление характерно для многих кишечнорастворимых и других беспозвоночных (медуз, гидр, кальмаров), а также для некоторых позвоночных животных (головастиков лягушек, зародышей птиц и млекопитающих).

Таким образом, в основе самого простого типа передачи сигнала лежит *электрическая связь* между клетками, которые обладают определённым мембранным потенциалом. Этот тип передачи сигнала, как мы видели, обусловлен превращением химической (свободной) энергии АТФ в электрическую энергию.

Синапсы, в которых передача нервного импульса осуществляется только электрическим способом, присутствуют в нервной системе беспозвоночных и низших позвоночных животных. Более совершенные синапсы — с *химической передачей импульсов* — появились на определённой стадии эволюции у высокоорганизованных животных и человека.

Принципиальное отличие таких синапсов — это наличие в них особых химических соединений, называемых *нейромедиаторами* (от греч. нейрон — нерв, лат. mediatio — посредничество). Такие соединения (их известно несколько десятков) способны моментально (в течение 1–2 мс) увеличивать в тысячи раз проницаемость клеточной мембраны для ионов. Это, в свою очередь, обуславливает возникновение потенциала действия. В роли нейромедиаторов могут выступать амины, аминокислоты, пептиды и другие химические соединения.

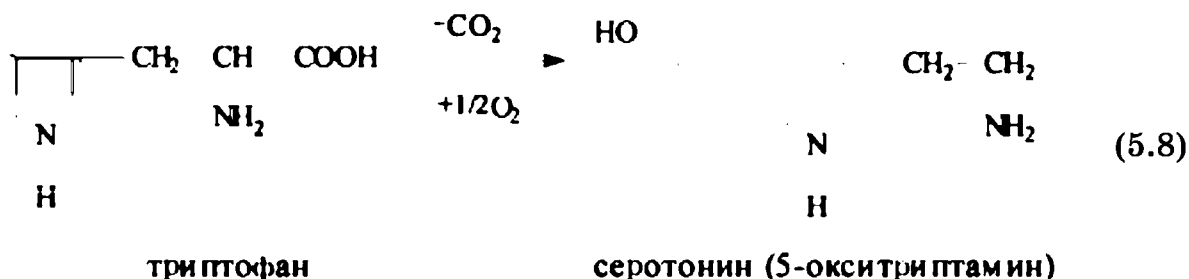
Один из наиболее изученных медиаторов нервного импульса — это *ацетилхолин*, синтезируемый в нервных тканях (5.7). Ацетилхолин — это эфир уксусной кислоты и азотистого основания *холина*. По структуре холин представляет собой аминоэтиловый спирт, содержащий три метильные группы у атома азота. Ацетилхолин обнаружен у многих позвоночных животных и человека, а среди беспозвоночных — у головоногих моллюсков и насекомых, поведение которых отличается высокой сложностью.



остаток холина

Другим нейромедиатором является *норадреналин* (формула (2.74)), обнаруженный у позвоночных животных и человека, а также у высших беспозвоночных (кольчатых червей, моллюсков, членистоногих).

В нервной системе некоторых животных и человека функционирует нейромедиатор *серотонин* — соединение индольной природы, которое образуется из аминокислоты *триптофана* в результате реакций декарбоксилирования и окисления (5.8).



Таким образом, в основе передачи нервного импульса в организме высших беспозвоночных и позвоночных животных, а также человека лежат превращения химических соединений — нейромедиаторов. Они эффективно воздействуют на проницаемость клеточных мембран для ионов и таким образом изменяют мембранный электрический потенциал клетки.

Гормональная регуляция обмена веществ. Наиболее совершенной является гормональная регуляция обменных процессов, которая обстоятельно изучена у животных и человека (раздел 2, гл. 7). Рассмотрим в общих чертах механизмы воздействия стероидных и пептидных гормонов на *клетки-мишени*. Мишенями называются такие клетки организма, на работу которых гормоны оказывают специфическое воздействие.

Стероидные гормоны в клетках-мишенях в первую очередь воздействуют на **синтез информационных РНК**, то есть на процесс *транскрипции*. Проследим последовательность этого процесса (рис. 73).

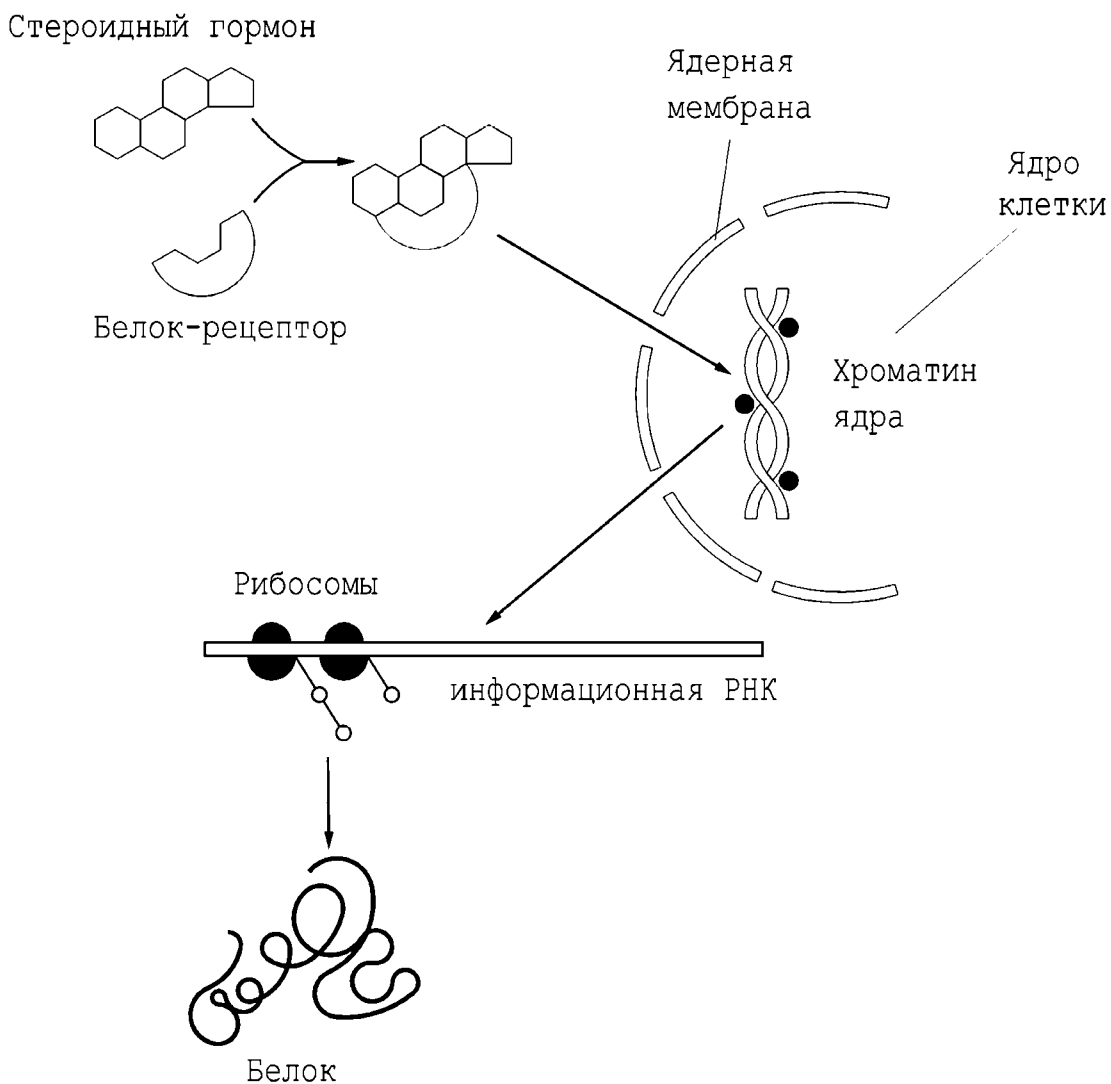


Рис. 73

Схема функционирования стероидного гормона в клетке-мишени (пояснения в тексте)

Стероидный гормон благодаря своим липофильным свойствам легко проникает в клетку через наружную плазматическую мембрану. Проникнув в клетку, определённый гормон распознаёт в ней «свой», строго специфический белок, кото-

рый всегда присутствует в цитоплазме клетки-мишени. Напомним, что такие белковые молекулы получили название *белков-рецепторов* и принадлежат к группе регуляторных белков (раздел 2, гл. 2).

Обнаружив в клетке белок-рецептор, стероидный гормон образует с ним устойчивый комплекс. Затем этот комплекс проникает в ядро клетки и атакует в нём строго определённый участок (*сайт*) молекулы ДНК, активирует его *транскрипцию* (синтез информационной РНК) и, как следствие, *трансляцию* (синтез специфического белка).

Появление в клетке нового специфического белка является ответом клетки-мишени на проникновение в неё стероидного гормона. В других случаях комплекс «гормон — рецептор», напротив, блокирует транскрипцию. В результате синтез специфического белка подавляется.

Активацией или репрессией определённых генов не ограничивается деятельность стероидных гормонов. Эти регуляторы могут воздействовать на *репликацию ДНК*, а также на другие фундаментальные процессы, имеющие ключевое значение для обмена веществ организма.

Пептидные гормоны воздействуют на клетку иначе (рис. 74). В отличие от стероидных гормонов, они не обладают липофильностью, поэтому не проникают через билипидный слой наружной мембраны и непосредственно не взаимодействуют с ДНК клетки-мишени. Пептидный гормон, достигнув цели своего «путешествия» по организму, химически связывается с белками-рецепторами наружной мембраны клетки. В результате происходит активация особого фермента *аденилатциклазы*, который ускоряет превращение АТФ в циклический аденозинмонофосфат (цАМФ), раздел 2, гл. 3, уравнение реакции (2.64).

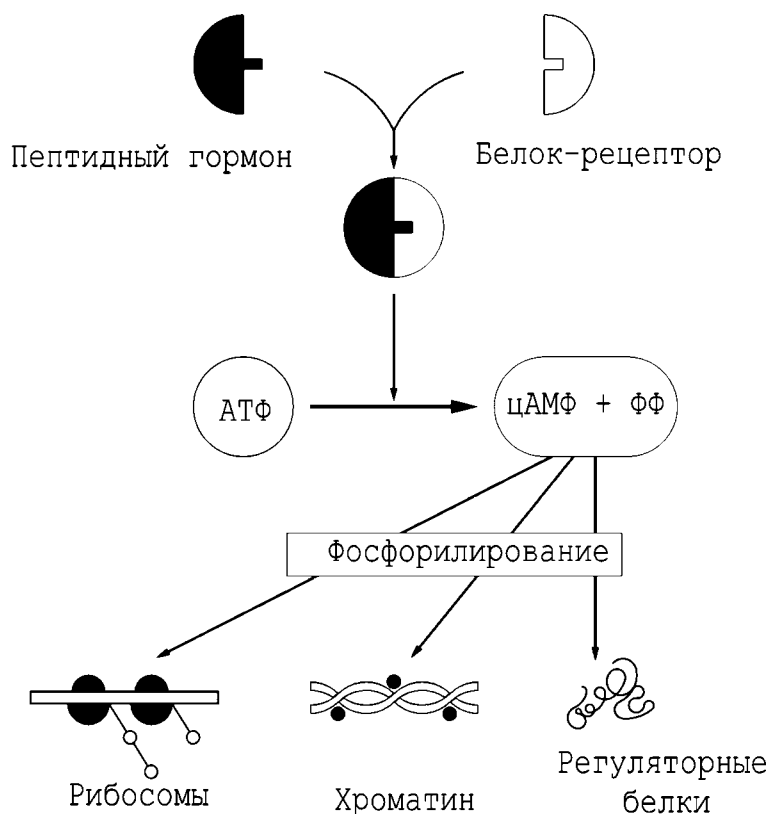


Рис. 74

Схема функционирования пептидного гормона в клетке-мишени (пояснения в тексте)

В клетке цАМФ активирует особые белки-ферменты, называемые *протеинкиназами*. Эти ферменты принадлежат к группе фосфотрансфераз и ускоряют реакцию переноса остатка фосфорной кислоты на другие молекулы.

В данном случае осуществляется перенос остатка фосфата с АТФ на белки, которые регулируют *транскрипцию* (*гистоны* и другие белки хроматина), а также *трансляцию* (*рибосомальные* и другие белки-регуляторы). В итоге повышается активность ключевых ферментов, обеспечивающих всплеск синтеза белка в рибосомах. В этом состоит реакция клетки-мишени на воздействие пептидных гормонов.

Мы рассмотрели в весьма упрощенной форме лишь некоторые механизмы воздействия гормонов на генетический аппарат клетки и его активность. В действительности влияние гормонов на обменные процессы в клетках организма более сложно и многообразно. Например, многие гормоны, воздействуя на клеточные мембраны, изменяют их проницаемость, в результате чего усиливается поступление в клетку определённых ионов или биологически активных соединений, влияющих на метаболизм.

Тестовые задания

- Какие ионы усиливают гидратацию органических соединений (1), а какие её ослабляют (2)?
а) K^+ ; б) Na^+ ; в) NO_3^- ; г) Ca^{2+} ; д) SO_4^{2-} ; е) Cl^- .
- Какие органические радикалы обладают гидрофильными свойствами (1), а какие — гидрофобными (2)?
а) $-COOH$; б) $-CH_3$; в) $-CO$; г) $-C_3H_7$; д) $-OH$; е) $-SH$; ж) $-CH_3$.
- Какие соединения служат в клетке криопротекторами (1), а какие — радиопротекторами (2)?
а) сахароза; б) дигидролипоевая кислота; в) гидрофильные белки; г) инсулин; д) глюкоза.
- Расположите органические соединения в порядке возрастания количества свободной энергии, заключённой в их молекулах.
а) глицерин; б) сахароза; в) глюкоза; г) ацетон.
- Расположите химические соединения в последовательности, соответствующей процессу фотосинтеза в растении.
а) 3-фосфоглицериновый альдегид; б) 3-фосфоглицериновая кислота; в) CO_2 ; г) фруктозо-1,6-дифосфат.
- Расположите химические соединения в последовательности, соответствующей процессам диссимиляции в растении.
а) пировиноградная кислота; б) глюкоза; в) крахмал; г) CO_2 .
- Какое соединение играет главную роль в энергетическом обмене организма?
а) витамин B_{12} ; б) ДНК; в) CO_2 ; г) аденозин-5-трифосфат; д) вода; е) крахмал.
- Окисление каких химических соединений может служить источником энергии для хемоавтотрофных организмов?
а) H_2S ; б) Na_2SO_3 ; в) NH_4Cl ; г) KNO_3 ; д) Cu_2O ; е) $FeSO_4$; ж) C_2H_2 ; з) $NaNO_2$.

9. Какие ионы играют главную роль в передаче нервного импульса?
а) Fe^{2+} ; б) OH^- ; в) K^+ ; г) SO_4^{2-} ; д) Na^+ .
10. Какие гормоны, не проникая в клетку-мишень, воздействуют на белки-рецепторы её наружной мембраны (1), а какие гормоны проникают в клетку и воздействуют на ядерную ДНК (2)?
а) инсулин; б) альдостерон; в) эстроген; г) глюкагон; д) тестостерон; е) паратгормон.
11. Какие соединения являются нейромедиаторами?
а) АТФ; б) ацетилхолин; в) серин; г) глицин; д) глутаминовая кислота; е) инсулин; ж) серотонин; з) лизин.

Раздел 6

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХИМИЯ КАК ОСНОВА БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

ГЛАВА 1. БИОТЕХНОЛОГИЯ КАК НАУЧНАЯ ДИСЦИПЛИНА

Биотехнология — это наука об использовании биологических процессов в технике и промышленном производстве. Биологическими называют такие процессы, в которых используют биологические объекты различного уровня организации — вирусы, микроорганизмы, культуры растительных и животных клеток, тканей и их частей. Таким образом, биотехнология интегрирует достижения микробиологии, биохимии и инженерных наук с целью промышленной реализации разнообразных способностей всех форм живой материи.

Объектами биотехнологии являются представители неклеточной формы жизни — вирусы, прокариотические и эукариотические организмы — бактерии, грибы (макромицеты и микромицеты), протозойные организмы (протисты), клетки и ткани растений, животных и человека, а также некоторые их первичные и вторичные метаболиты (например, ферменты, нуклеиновые кислоты и др.). В том случае, если объектом биотехнологии становятся биоорганические соединения, их исходный синтез, как правило, осуществляется в соответствующих клетках, поэтому в широком смысле объекты биотехнологии относятся либо к микроорганизмам, либо к растительным и животным организмам. Не являясь организмами, вирусы тем не менее по содержанию молекул наследственности, по изменчивости и адаптации относятся к представителям живой природы.

В настоящее время большинство объектов биотехнологии составляют микроорганизмы, относящиеся к трем доменам (надцарствам): Археи, Бактерии и Эукариоты. Первые два домена состоят исключительно из микроорганизмов, тогда как третий домен Эукариоты включает как микроскопические формы жизни (царства Грибы, Хромисты и Протисты), так и представителей макромира (большинство видов царства Растения и царства Животные).

Наряду с микроорганизмами важными объектами биотехнологии являются клетки высших растений и животных. В соответствии с объектами, используемыми в биотехнологии, в этой науке выделяют три главных раздела: **микробиотехнология** (объекты — вирусы и микроорганизмы, а также метаболиты микробного происхождения), **фитобиотехнология** (объекты — клетки и ткани растений, а также биоактивные молекулы растительного происхождения), **зообиотехнология** (объекты — клетки животных и человека и некоторые их метаболиты).

Биологические процессы, используемые в технике и промышленном производстве, базируются на биохимической основе. Поэтому трудно назвать достижения биологической химии, которые не нашли бы практического применения или не рассматривались бы как перспективные в биотехнологии. Рассмотрим роль биологической химии в осуществлении некоторых наиболее значимых биотехнологических процессов.

ГЛАВА 2. МИКРОБИОТЕХНОЛОГИЯ

Среди объектов биотехнологии видное место занимают прокариотические организмы — бактерии и археи, роль которых обусловлена рядом важных особенностей этих микроорганизмов.

Во-первых, прокариоты отличаются от эукариот чрезвычайно простым и очень экономичным генетическим аппаратом. Это определяет высокие темпы размножения микроорганизмов, а значит, высокие скорости тех биотехнологических процессов, в которых их используют. Кроме того, это позволяет с меньшими усилиями перестраивать, изменять их наследственный материал, что широко практикуют инженеры-генетики.

Во-вторых, бактерии и археи — это весьма экологически пластичные организмы. Среди них можно найти виды, способные развиваться в разнообразных режимах температуры, солености, кислотности, проникающей радиации, обеспеченности кислородом и т. д. Высокая экологическая пластичность проявляется также в скорости адаптации определенных видов к быстро меняющимся условиям обитания.

В-третьих, они способны расти и размножаться на питательных средах не сложного состава и очень эффективно использовать питательные вещества для синтетических процессов. Например, выход молочной кислоты — целевого продукта, получаемого с помощью промышленных штаммов бактерий, достигает 95–98% от усвоенной ими сахарозы. Современные технологии культивирования микроорганизмов позволяют сделать этот процесс непрерывным, что заметно повышает его эффективность. Эти ценные свойства бактерий человек использовал вначале стихийно, неосознанно. Древние народы еще за тысячи лет до нашей эры эмпирически освоили приемы выпечки хлеба из кислого теста, получали кисло-молочные продукты и алкогольные напитки, умели силосовать траву и получать растительное волокно, то есть продукты, которые мы относим к биотехнологическим. В настоящее время область применения бактерий в биотехнологических процессах чрезвычайно широка: это медицина и аграрный комплекс, легкая, пищевая и химическая промышленность, энергетика, экологическая безопасность и другие направления деятельности человека.

Наряду с бактериями в биотехнологии находят широкое применение грибы — как дрожжевые, так и мицелиальные виды. Для грибов характерен богатый ферментативный аппарат, благодаря которому эти микроорганизмы способны использовать разнообразные питательные субстраты. Высокие скорость размножения и экологическая пластичность позволяют эффективно использовать эти микроорганизмы в биотехнологических процессах.

ПРОДУКТЫ БРОЖЕНИЯ

Этиловый спирт. Для получения продукта спиртового брожения — этилового спирта (этанола), который применяют как растворитель и сырье для химического синтеза, широко используют грибы, в первую очередь дрожжи-сахаромицеты (*Saccharomyces cerevisiae*). Среди них различают расы (штаммы) верхового и ни-

зового брожения. К первым относят спиртовые, хлебопекарные и некоторые пивные дрожжи, ко вторым — большинство пивных и винных дрожжей.

Сырьем для получения этанола служат доступные растительные источники: картофель, зерно, свекловичная и тростниковая меласса (отходы производства сахара), отходы целлюлозно-бумажной промышленности и некоторые другие. Концентрация этилового спирта при культивировании дрожжей может достигать 130 г в 1 л, а выход этанола составляет 95% от используемого углевода. Другой представитель дрожжей-сахаромицетов *S. rosei* способен образовывать этанол при сбраживании полисахарида инулина, которым богато клубненосное растение топинамбур.

В основе виноделия также лежит спиртовое брожение. Вина обычно получают из сока винограда, а индуктором брожения служат селекционные расы того же вида *S. cerevisiae*. В результате верхового спиртового брожения получают хлебопекарные дрожжи. Они способны быстро размножаться в замесах муки, активно сбраживают сахара и обладают при этом большой «подъемной» силой.

Одним из видов дешёвого сырья при производстве этанола служит целлюлоза, которую содержит гидролизат древесных и травянистых растений. Методами генетической инженерии удалось включить в геном дрожжей ген, кодирующий биосинтез фермента ксилоизомеразы. Этот фермент катализирует реакцию превращения D-ксилозы в D-ксилулёзу. D-ксилулёза затем включается в пентозный цикл с образованием фруктозо-6-фосфата и фосфоглицеринового альдегида. В результате удалось добиться прямой конверсии ксилозы в этиловый спирт.

Спиртовое брожение лежит и в основе пивоварения. Пиво относят к так называемым солодовым слабоалкогольным напиткам, получаемым в результате сбраживания дрожжами экстрактов из проросших семян (солода) хлебных злаков, преимущественно ячменя. Солодование необходимо для того, чтобы содержащийся в зерне крахмал распался на более простые углеводы, доступные возбудителям спиртового брожения. Методами генетической инженерии удалось перенести ген сенной палочки (*Bac. subtilis*), кодирующий фермент β -глюканазу, в пивные дрожжи *Saccharomyces cerevisiae*. Этот рекомбинантный штамм дрожжей оказался способным перерабатывать крахмал непосредственно в этиловый спирт, благодаря чему исключается стадия солодования и повышается эффективность пивоварения.

Композиции дрожжевых грибов торулёписис (*Torulopsis kephir* или *T. ellipsoideus*) с молочнокислыми бактериями используют для получения слабоалкогольного молочного продукта кефира, а в приготовлении кумыса участвует *T. kumiss*. Старинный народный напиток квас — это также продукт «кооперации» дрожжей, вызывающих спиртовое брожение, и молочнокислых бактерий; аналогично готовят и другой хорошо известный напиток — «чайный гриб».

Грибы используют в производстве сыров; нередко закваска для сыра наряду с молочнокислыми бактериями содержит дрожжи рода торула (*Torula*). Мицелиальные грибы пенициллы (*Penicillium roquefortii*, *P. camambertii*) придают специфический вкус знаменитым сырам рокфору, бри, камамберу и обуславливают наличие внутри них голубовато-зеленых прожилок.

Органические кислоты. Если главными индукторами спиртового брожения считаются дрожжевые грибы, то во всех других бродильных производствах доминирующее положение занимают бактерии.

Для получения молочной кислоты в промышленном масштабе используют молочнокислые бактерии, они же служат продуцентами используемых в профилактических и лечебных целях — для нормализации нормальной микробиоты человека и животных пробиотиков (бифидумбактерин, бификол, лактобактерин и др.).

Пропионовую кислоту получают методами биотехнологии посредством пропионовокислых бактерий (*Propionibacterium granulosum*, *P. acidipropionici*), которые наряду с пропионовой продуцируют и другие органические кислоты, например уксусную. Главными продуцентами уксуса служат уксуснокислые бактерии родов ацетобактер и глюконобактер (*Acetobacter*, *Gluconobacter*). Эти бактерии относятся к строгим аэробам и поэтому в брожении не участвуют, а приготовленный другими микроорганизмами этиловый спирт они окисляют в соответствии с уравнениями:



Пищевой уксус (4–9%-ный), получаемый методом микробного синтеза из фруктовых сиропов, вина, ягод и т. п., способен «созревать», улучшая свои потребительские качества при хранении. Этим он выгодно отличается от аналогичного продукта, получаемого синтетическим путем из ацетиленов.

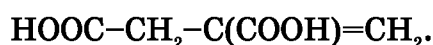
* * *

Наряду с продуктами брожения широкое промышленное применение находят и другие органические кислоты, получаемые методом микробного синтеза. Одна из них — *лимонная кислота*, применяемая в пищевой, медицинской, лакокрасочной промышленности и в других отраслях. Лимонная кислота как трехосновная оксикарбоновая кислота ($\text{HOOC}-\text{CH}_2-\text{HO}(\text{COOH})-\text{CH}_2-\text{COOH}$) является интермедиантом метаболизма в цикле Кребса, когда имеет место неполное окисление соединений углерода в анаэробных условиях. Эту кислоту около 100 лет назад выделяли в основном из плодов цитрусовых растений. В настоящее время основную массу этой кислоты производят с помощью особых селекционных штаммов гриба аспергилла (*Aspergillus niger*). Выход лимонной кислоты, которая вначале накапливается в клетках продуцента, а затем выделяется в культуральную среду, составляет 98–99% от потребленных грибом углеводов.

Лимонную кислоту можно получать также из парафинов с помощью дрожжевых грибов рода *Candida*, способных почковаться с высокой скоростью (каждые 30 мин).

Специальные штаммы гриба *A. niger* используют для получения другой органической кислоты — *глюконовой*. Механизм образования глюконовой кислоты связан с окислением глюкозы кислородом при участии грибного фермента глюкозооксидазы. Глюконовая кислота находит применение в фотографии, литографии, изготовлении красок, для очистки металлов. Кальциевую соль этой кислоты (глюконат кальция) применяют как лекарственный препарат, а глюконат натрия — для изготовления моющих средств.

Другие виды аспергиллов — *Aspergillus itaconicus*, *A. terreus*, *A. glaucus* — используют для производства итаконовой кислоты (метилениантарной):



Эту кислоту применяют в химическом синтезе высококачественных смол, волокон типа нитрон, лекарственных и моющих средств, красителей и других веществ.

Мукоровые грибы (*Mucor*, *Rhizopus* и др.) способны накапливать в большом количестве фумаровую кислоту, которая легко трансформируется в свой изомер — малеиновую кислоту. Малеиновую кислоту широко используют для химического синтеза лекарственных препаратов, смол, лаков и красок. Высокой продуктивностью в этом отношении отличается гриб *Rhizopus nigricans*, вырабатывающий до 55% фумаровой кислоты от использованной пищи.

АМИНОКИСЛОТЫ И БЕЛКИ

Аминокислоты и состоящие из них белки — это обязательные компоненты клеток любого организма. В различных тканях животных и человека содержание белка составляет от 20 до 80% (в среднем 40–50) их сухой массы. Многие микроорганизмы значительно богаче белками: в актинобактериях их около 60%, в сенной палочке — 63%, в золотистом стафилококке — 65%, в лактобактериях — от 50 до 85%, а в некоторых метаногенных археях до 90%. Содержание незаменимых для человека аминокислот в клетках грибов приведено в таблице 39.

Таблица 39

Содержание незаменимых аминокислот (в %) в белках грибного и растительного происхождения

Аминокислоты	Дрожжи	Мицелиальные грибы	Соевый шрот
Лизин	6–8	5–10	6,4
Триптофан	1–1,5	1,4–2	1,4
Метионин	1–3	2–3	1,3
Треонин	4–6	3–6	4,0
Валин	5–7	5–7	5,3
Лейцин	6–9	6–9	7,7
Изолейцин	4–6	3–6	5,3
Фенилаланин	3–5	3–6	5,0

Бактерии способны самостоятельно синтезировать все необходимые им аминокислоты, и к началу 1920-х гг. с помощью микроорганизмов удалось наладить производство всех известных аминокислот. Среди бактерий есть суперпродуценты из родов *Corynebacterium*, *Micrococcus*, *Escherichia*, *Brevibacterium* и др., на которых основано крупнотоннажное производство аминокислот. Их используют в здравоохранении, легкой промышленности, животноводстве.

Необходимость привлечения к синтезу аминокислот бактерий обусловлена недостаточной сбалансированностью растительных белков. Так, например, белки пшеницы, ячменя, кукурузы и других злаков содержат в недостаточном количестве важные аминокислоты, прежде всего лизин:



Для получения лизина используют промышленный штамм бактерии *Corynebacterium sp.*, а для производства другой незаменимой аминокислоты, триптофана, привлекают особую разновидность сенной палочки (*Bacillus subtilis*). Глутаминовую кислоту помогает получать микрококкус *Micrococcus glutamicus*, а аланин — актинобактерии из рода *Streptomyces*.

Источником полноценного белка, содержащего все незаменимые для человека аминокислоты, могут быть около 40 видов бактерий, которые способны наращивать биомассу в несколько раз быстрее, чем, например, дрожжи, а по насыщенности серосодержащими аминокислотами (метионином и цистеином) они превосходят все другие микроорганизмы.

Ученые установили, что источником углеродного питания для многих производителей белка могут служить различные газообразные соединения (природный и попутный газ, газовый конденсат), а также низшие спирты (метиловый и этиловый). Среди газообразных видов сырья основным компонентом питательных смесей служит метан (CH_4), который, например, бактерия метилококкус (*Methylococcus sp.*) может утилизировать на 85–90%. Эти же бактерии используют в качестве углеродного источника метанол и формальдегид. Такой же способностью отличается бактерия метиломонас (*Methylomonas sp.*). С целью получения кормового белка на метаноле выращивают также бактерии родов псевдомонас (*Pseudomonas*) и метилофиллюс (*Methylophilus*).

Водородоокисляющие бактерии — также весьма перспективная группа продуцентов кормового белка. Эти бактерии питаются хемоавтотрофно, используя для своих синтетических процессов энергию окисления H_2 , причем они способны не только ассимилировать углекислоту, но и молекулярный азот. Для культивирования таких бактерий используют газовые смеси, содержащие H_2 (60%), O_2 (20–30%), CO_2 (3–5%). Производство кормового белка на основе водородоокисляющих бактерий экономически целесообразно организовывать вблизи тех химических предприятий, где в качестве побочного продукта образуется водород.

Широкомасштабное производство микробного кормового белка впервые было организовано в Великобритании — препараты прутин, гаприн и др. В России разработана технология производства аналогичного препарата (меприна), который содержит (в % от сухой массы): белка — 70–74, липидов — до 5, нуклеиновых кислот — 10–13, минеральных веществ — около 10.

Белки грибного происхождения находят применение в здравоохранении, животноводстве, в пищевой промышленности и в других отраслях производства. Среди них можно выделить группу ферментных белков — биокатализаторов химических реакций, протекающих в организме. К настоящему времени описано свыше 3000 ферментов, половина которых обнаружена в клетках микроорганизмов, а первый патент на грибную амилазу был зарегистрирован японским ученым И. Такаmine в 1894 г. Важнейшими продуцентами ферментов в промышленном масштабе служат мицелиальные и дрожжевые грибы родов *Penicillium*, *Fusarium*, *Aspergillus*, *Saccharomyces*, *Candida* и некоторые другие.

Крупнотоннажное производство ферментов протеаз и гликозидаз (амилаз и пектиназ) осуществляется с помощью гриба *Aspergillus niger*. Протеазы грибного происхождения используют в изготовлении сыров, а грибные амилазы — для гидролиза крахмала. Пектиназы успешно применяют для осветления и снижения вязкости фруктовых соков, поскольку эти ферменты гидролизуют пектиновые вещества, что важно при концентрировании соков. Из числа ферментных препаратов бактериального происхождения назовем *амилазу* и *протеазы* (продуценты — *бациллы*), *глюкоизомеразу* (*бациллы* и *актинобактерии*), *пептиназы* (*энтеробактерии*), *пенициллазу* (*кишечная палочка*). Эти белковые вещества находят

применение в здравоохранении, легкой и пищевой промышленности, в животноводстве и других областях экономики.

Клетки многих грибов богаты белками, и поэтому грибы находят применение в производстве кормов для домашних животных и в пищевой промышленности. Причем по содержанию незаменимых аминокислот белки грибов не уступают наиболее ценным растительным белкам (см. табл. 39).

Белковые продукты получают с помощью дрожжей и мицелиальных грибов. Наиболее известны пивные дрожжи, содержащие до 50% белка. Выращивание дрожжей-кандид (*Candida maltosa*) на твердых парафинах лежит в основе получения недорогого дрожжевого кормового белка паприна. На картофельном крахмале выращивают гриб пеницилл (*Penicillium digitatum*) и получают белковый продукт дигитатин, содержащий до 53% белка.

В Великобритании был разрешен к использованию в пищу белковый продукт микопротеин, получаемый на основе гриба *Fusarium graminearum* и содержащий 47% белка. Его текстура очень удобна для включения различных наполнителей и формирования изделий, подобных мясу.

Как показали расчеты, получение грибного белка значительно выгоднее, чем мясного. Если при скармливании 1 кг корма корове получают около 14 г белка, то использование 1 кг углеводов с добавкой неорганического азота позволяет получить 136 г грибного белка.

Микроорганизмы выгодно отличаются от растений и животных скоростью наращивания своей биомассы. Например, растения сои общей массой 500 кг в фазе созревания семян способны в сутки синтезировать 40 кг белков, бык такой же массы — 0,5–1,5 кг, а дрожжевые клетки массой 500 кг — до 1,5 т белков.

Для выращивания некоторых дрожжей рода *Candida* можно использовать в качестве источника углерода этанол и метанол, получаемые из природного газа или растительных отходов. Молочную сыворотку используют для культивирования специальной расы дрожжей рода *Torula*, получая при этом три вида белковых продуктов: заменитель цельного молока; обогащенный белками заменитель сухого молока; жидкий белковый продукт с содержанием белков в 2,5–3 раза выше, чем в исходной сыворотке.

Дрожжевые белки применяют для получения искусственного мяса и в качестве добавок в различные пищевые продукты (сосиски, студни, паштеты, мясные и кондитерские начинки). Гидролизаты белков используют в качестве вкусовых приправ, для приготовления медицинских препаратов и для лечебного питания.

Ценным пищевым продуктом служат плодовые тела многих съедобных базидиальных грибов. Помимо белков, они богаты гликогеном и липидами, содержат витамины А, В₁, В₂, В₁₂, С, D и РР. Витамина РР в них, например, столько же, сколько в дрожжах и печени, а витамина D не меньше, чем в сливочном масле.

Разведение съедобных грибов выделилось в особую отрасль биотехнологии — грибоводство. Из съедобных грибов чаще других разводят шампиньон двуспоровый, выращивая его на навозе и соломе, к которым добавляют до 20% древесной щепы, текстильных отходов, иногда минеральные удобрения. Весь этот материал компостируют, после чего компостом заполняют ящики или стеллажи. Для другого ценного гриба — вёшенки устричной (*Pleurotis ostreatus*) — также разработаны эффективные методы культивирования, однако широкое промышленное производство этого и некоторых других съедобных грибов ограничивается незна-

чительным спросом на них. Летний опенок, или кюнеромицес изменчивый (*Kuchneromyces mutabilis*) успешно культивируют как в закрытых помещениях, так и на открытом воздухе в большом количестве. Субстратом для выращивания этого съедобного гриба, очень популярного в европейских и некоторых других странах, служит древесина лиственных пород.

В Восточной Азии (в Японии, Китае, Корее, Вьетнаме), наряду с шампиньоном, популярен древесный гриб лентинус, или шиитаке (*Lentinus edodes*), который вот уже на протяжении 2000 лет выращивают на отходах древесины. А в Китае и Индии на рисовой соломе разводят другой пластинчатый базидиальный гриб вольвариеллу (*Volvariella diplasia*).

Высокомолекулярными белками оказались экзотоксины — ядовитые соединения, продуцируемые некоторыми видами болезнетворных бактерий. К числу таких белков относят *столбнячный, дифтерийный, стафилококковый, гангренозный и ботулинический токсины*. Эти токсины после их обработки формалином полностью обезвреживаются, но при этом сохраняют антигенные свойства, то есть способность вызывать в организме животного или человека иммунный ответ. Обезвреженные токсины называют *анатоксинами*, или *токсоидами*. Благодаря таким свойствам анатоксины используют либо для вакцинации лабораторных животных с целью последующего получения от них лечебных сывороток, либо применяют для активной иммунизации домашних животных и человека.

Белки, патогенные для насекомых, продуцируют спорообразующие бактерии, отнесенные к виду *Bacillus thuringiensis*. На основе бацилл — продуцентов токсичных белков российские предприятия производят микробиологические препараты инсектин, лепидоцид, битоксибациллин и др.; они содержат либо очищенный токсин, либо споры бактерии-продуцента, количество которых достигает 100 млрд в 1 г препарата. Эти препараты находят широкое применение в борьбе с вредителями культурных растений, в первую очередь с листогрызущими насекомыми (гусеницами, жуками и др.). Споры и (или) токсины бактерий вместе с пищей попадают в организм насекомого и приводят к его гибели.

Применение микробиологических препаратов на основе бактерий для защиты сельскохозяйственных культур от вредных организмов позволяет существенно снизить химическую нагрузку на агробиоценозы и поэтому выполняет важную природоохранную функцию. Особую актуальность биологизации сельскохозяйственного производства придает принятый в 2018 г. в Российской Федерации Федеральный закон «О производстве и обороте органической продукции», который ориентирует производителей продукции растениеводства и животноводства на повышение уровня экологической безопасности пищевых продуктов.

ВИТАМИНЫ

Незаменимыми для человека и животных химическими соединениями являются витамины, которые поступают в организм с пищей или в форме лекарственных препаратов. Посредством микроорганизмов получают *каротиноиды (провитамин А), аскорбиновую кислоту (витамин С), кальциферол (D₂), цианокобаламин (B₁₂), рибофлавин (B₂)*.

Каротиноиды синтезируют многие грибы и бактерии, среди последних — это псевдомонады (*Pseudomonas sp.*), сарцины (*Sarcina sp.*), галобактерии (*Halobacterium*).

Аскорбиновую кислоту микроорганизмы не синтезируют, но ее получают при участии некоторых бактерий (*Gluconobacter oxydans*), образующих промежуточный продукт синтеза — сорбозу, которая в процессе химической трансформации превращается в аскорбиновую кислоту. Бактерии выращивают на средах с сорбитом, кукурузным или дрожжевым экстрактом, а выход сорбозы может достигать за 1–2 сут. культивирования 98% от массы питательных веществ.

Витамин B_{12} получают только микробиологическим путем. Для его синтеза используют пропионовокислые (*Propionibacterium sp.*) и некоторые другие бактерии, а ферментацию проводят на питательных средах с глюкозой и кукурузным экстрактом без доступа кислорода. Бактерии продуцируют до 60 мг витамина в 1 л жидкой культуральной среды.

Для получения витаминов методами биотехнологии наряду с бактериями используют некоторые грибы. В производстве каротиноидов используют зигомицеты блекселию (*Blekselia trispora*) и хоанофору (*Choanophora conjuncta*). Вначале разнополюсные штаммы этих грибов культивируют отдельно на питательных средах, включающих источники углерода, азота, витаминов, микроэлементов и специальных стимуляторов. Затем ведут совместную культуру штаммов при 26°C и усиленной аэрации. При спаривании «мужских» и «женских» мицелиев выход β -каротина может достигать 3–4 г на 1 л питательной среды. Получаемый β -каротин впоследствии легко гидролизует до витамина A_1 .

Пекарские или пивные дрожжи применяют для получения *витамина D* — группы родственных соединений, в основе которых находится эргостерин, который обнаружен в клеточных мембранах эукариотических организмов, в частности в дрожжевых клетках. Содержание эргостерина в клетках дрожжей колеблется в пределах 0,2–11%. Кроме дрожжей, продуцентами эргостерина могут быть мицелиальные грибы аспергиллы и пенициллы, в которых содержание этого вещества достигает 2,5%. Трансформация эргостерина в *витамин D₂* (кальциферол) происходит под влиянием ультрафиолетовых лучей. Поэтому один из этапов получения витамина — это облучение дрожжей или очищенных кристаллических препаратов УФ-лучами с длиной волны 280–300 нм.

Рибофлавин, или *витамин B₂*, содержится в клетках многих микроорганизмов, поэтому его продуцентами могут быть бактерии, дрожжи и мицелиальные грибы. Наибольшей продуктивностью отличаются сумчатый гриб эремотециум (*Eremothecium ashbyii*), мицелий которого окрашен в ярко-желтый цвет благодаря большому количеству рибофлавина, накапливающегося в вакуолях грибных клеток. Для получения витамина этот гриб выращивают на средах с органическим источником азота, углеводами и витаминами при 28–30°C и хорошей аэрации. В этих условиях гриб синтезирует рибофлавин в количестве 1–2 г на 1 л среды и более.

АНТИБИОТИКИ

Антибиотики ингибируют рост и размножение определенных групп микроорганизмов, их применяют в медицине, ветеринарии, в меньшей степени в растениеводстве. Причем в растениеводстве запрещено применять препараты медицинского или ветеринарного назначения. Такие ограничения введены для того, чтобы у потребителей растительной продукции (животных и человека) в случае

присутствия в ней остаточных количеств применяемых антибиотиков не возникло к ним привыкания.

Впервые антибиотические соединения, продуцируемые микроорганизмами, были обнаружены у мицелиальных грибов-пенициллов. Продуцентами антибиотиков в биотехнологических процессах служат грибы и бактерии, а среди последних — актинобактерии, бациллы и неспорообразующие палочки (табл. 40).

Таблица 40

Грибы и бактерии — продуценты некоторых антибиотиков

Название антибиотиков	Продуценты антибиотиков (группы микроорганизмов и латинские названия видов)
	Грибы
Пенициллины	<i>Penicillium notatum</i> , <i>P. chrysogenum</i>
Гризеофульвин	<i>P. griseofulvum</i>
Цефалоспорины	<i>Cephalosporium acremonium</i>
Циклоспорин	<i>Cylindrocarpon lucidum</i> и др.
Фузидиевая кислота	<i>Fusarium coccineum</i>
	Актинобактерии (Актиномицеты)
Левомецетин (хлорамфеникол)	<i>Streptomyces venezuelae</i>
Новобиоцин	<i>Str. spheroids</i>
Рифампицин	<i>Str. mediterranei</i>
Тетрациклин	<i>Streptomyces species</i>
Гентамицин	<i>Micromonospora purpurea</i>
Монобактамы	Неспороносные палочки <i>Pseudomonas acidophila</i> , <i>Gluconobacter species</i>
	Спороносные палочки (бациллы)
Субтилин	<i>Bacillus subtilis</i>
Полимиксин	<i>Bac. polymixa</i>
Грамицидины	<i>Bac. brevis</i>
Бацилтрицины	<i>Bac. licheniformis</i>

Актинобактерии продуцируют антибиотики медицинского и ветеринарного назначения: эритромицин, тетрациклин, нистатин, рифампицин и др. Бациллы продуцируют антибиотики, эффективные против грамположительных палочек и грамотрицательных кокков (бацилтрицин, грамицидин), грамотрицательных бактерий (полимиксин, циркулины и др.). Мицелиальные грибы продуцируют антибиотики из группы пенициллинов, цефалоспоринов, гризеофульвин, трихотецин и др.

В растениеводстве нашли применение антибиотические препараты на основе актинобактерий (фитобактериомицин), сенной палочки (фитоспорин, бактофит, алирин Б, гамаир), бактерий-псевдомонад (ризоплан, псевдобактерин и др.), а также грибов рода триходерма (трихоцин, глиокладин, стернифаг). Некоторые из них — «чистые» антибиотики, другие содержат клетки живых бактерий — продуцентов антибиотиков. Эти препараты применяют против патогенных для растений видов грибов и бактерий.

ЗЕМЛЕУДОБРИТЕЛЬНЫЕ ПРЕПАРАТЫ И РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА РАСТЕНИЙ

Раскрытие биохимических основ фиксации азота микроорганизмами открыло новую страницу в биологизации земледелия. Одно из направлений применения землеудобрильных микробиологических препаратов (МБП) — это оптимизация

азотного питания растений. С этой целью производят препараты как на основе симбиотических азотфиксаторов — бактерий-ризобий (*Rhizobium leguminosarum* и др.), или клубеньковых бактерий, так и свободноживущих азотфиксирующих бактерий.

Заселение бобовых растений бактериями-ризобиями называют нитрогенизацией — по названию препарата нитрагина, который впервые был приготовлен на основе таких бактерий в Германии в 1896 г. Ф. Ноббе и Л. Гильтнером. В настоящее время препараты клубеньковых бактерий широко используют растениеводы многих стран. Особенно необходима нитрогенизация для введения в культуру новых видов бобовых растений на землях, где их ранее не выращивали.

На основе свободноживущей азотфиксирующей бактерии азотобактер (*Azotobacter chroococcum*) создан препарат *азотобактерин*, который с начала 1930-х гг. начали применять в нашей стране, а на основе другой азотфиксирующей бактерии *Agrobacterium radiobacter* разработаны препараты агрофил и ризоагрин. Аналогичные МБП созданы на основе бактерий родов *Azospirillum*, *Arthrobacter*, *Pseudomonas* и др.

Научным обоснованием применения в земледелии целлюлозоразлагающих и аммонифицирующих бактерий служат раскрытые биохимические процессы, протекающие в клетках этих микроорганизмов. Производимые на их основе препараты используют в процессе приготовления органических удобрений (компостирования органических отходов). Продукты метаболизма этих бактерий также повышают доступность для растений соединений почвенного фосфора и микроэлементов, переводя их в растворимые соединения.

Наряду с оптимизацией питания, эти препараты обладают антистрессовым эффектом, что выражается в повышении устойчивости обработанных растений к неблагоприятным климатическим условиям (засуха, длительное переувлажнение, заморозки, перепады температур), а также солнечным и химическим ожогам, механическим повреждениям тканей. Среди таких препаратов — производимые в России экстрасол, бактофосфин, бисолби, агрика, азофит, «Байкал М-1», фосфатовит, экофит и др.

Метаболиты некоторых микроорганизмов оказывают на растение гормональное воздействие. К числу наиболее известных продуцентов фитогормонов (гибберелловых кислот) относится сумчатый гриб гибберелла. На основе натриевых солей гибберелловых кислот создан регулятор роста растений под названием «Гибберсиб». Его используют для опрыскивания вегетирующих растений винограда с целью повышения урожайности и улучшения товарных качеств ягод, томата — для стимулирования образования завязей, а также огурца, картофеля, капусты и многих других растений. «Гибберсиб» обладает высокой физиологической активностью, поэтому расход этого препарата очень невелик: 10–50 г на 1 га посева овощных культур или около 1 кг на 1 га виноградника, тогда как прибавки урожая от применения препарата достигают 30–40%.

ГЕНЕТИЧЕСКИ МОДИФИЦИРОВАННЫЕ ОРГАНИЗМЫ

Вирусы и микроорганизмы нашли широкое применение в генетической инженерии — отрасли биотехнологии, возникшей в начале 1970-х гг. Специалисты в этой области биологии по-разному определяют ее содержание, но сходятся в том, что генетическая инженерия — это система методов, с помощью которых

можно целенаправленно конструировать организмы путем операций над информационными молекулами, прежде всего ДНК.

Результат таких операций — создание искусственных молекул ДНК, которые не существовали ранее в природе. Нередко ученые создают молекулы ДНК, объединяющие в себе фрагменты разного биологического происхождения. Такие гибридные молекулы получили название рекомбинантных ДНК (сокращенно рекДНК или рДНК). Создание рекомбинантных молекул ДНК за пределами живого организма (*in vitro*) стало возможным лишь после открытия в конце 1960-х — начале 1970-х гг. ряда новых ферментов с уникальными свойствами. Субстратами катализируемых ими реакций оказались носители генетической информации — нуклеиновые кислоты (ДНК и РНК). Большинство этих ферментов впервые были обнаружены у микроорганизмов, важнейшие из них — это рестриктазы, ДНК-лигазы и полимеразы.

Рестриктазы (рестрикциионные эндонуклеазы). Эти ферменты распознают в ДНК строго определённые, специфические для каждого фермента последовательности нуклеотидов (*сайты узнавания*) и расщепляют молекулу ДНК в строго определённых точках (*сайтах расщепления*). Сайты узнавания и сайты расщепления могут совпадать или не совпадать, что определяет принадлежность данной рестриктазы к тому или иному классу.

Впервые рестриктаза была выделена в 1968 г. из кишечной палочки (*Escherichia coli*). Сегодня описано более 3000 рестриктаз, выделенных преимущественно из микроорганизмов (табл. 41). Они способны распознавать более 150 мест расщепления в молекуле ДНК. О виде микроорганизма — продуцента фермента можно судить по латинским буквам, с которых, согласно международной номенклатуре, начинается его название: *Bsu* — *Bacillus subtilis* (сенная палочка), *Eco* — *Escherichia coli* (кишечная палочка), *Sau* — *Staphylococcus aureus* (золотистый стафилококк) и т. д.

Таблица 41

Характеристика некоторых рестрикциионных эндонуклеаз

Наименование фермента	Микроорганизм — источник фермента	Сайт узнавания в последовательности ДНК
Aat II	Acetobacter aceti	5'-ГАЦГТ/Ц-3'
Alu I	Arthrobacter luteus	5'-АГ/ЦТ-3'
Bal I	Brevibacterium albidum	5'-ТГТ/ЦЦА-3'
Eco RI	Escherichia coli	5'-Г/ААТТЦ-3'
Kpn I	Klebsiella pneumonia	5'-ГГТАЦ/Ц-3'
Mlu I	Micrococcus luteus	5'-А/ЦГЦГТ-3'
Pvu I	Proteus vulgaris	5'-ЦГАТ/ЦГ-3'

Ферменты рестриктазы стали незаменимым инструментом генно-инженерных исследований. Они позволяют «дробить» молекулы ДНК большого размера на фрагменты длиной от нескольких сотен до нескольких тысяч пар нуклеотидов. В дальнейшем эти фрагменты можно разделять и исследовать отдельно, например с целью обнаружения биологически важных участков молекулы ДНК, а также проводить с ними необходимые операции (рис. 75, 76).

Методы, позволяющие идентифицировать определенные участки ДНК, способствовали появлению исключительно эффективных приемов секвенирования ДНК, то есть определения полной нуклеотидной последовательности участков

длиной 100–500 пар нуклеотидов (от *англ.* sequencing — выявление последовательности).

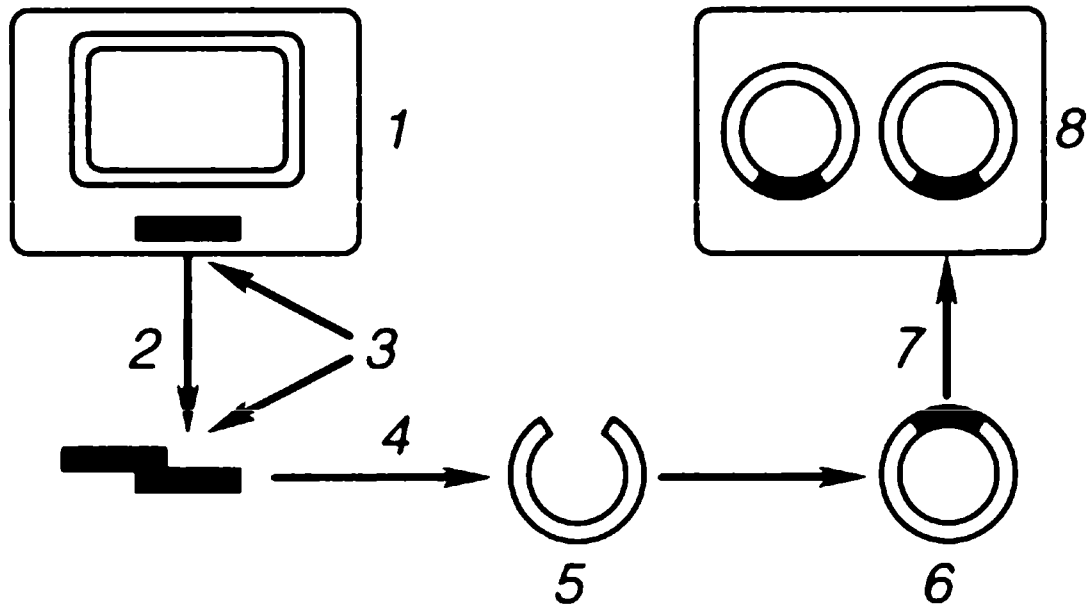


Рис. 75

Схема получения бактерий-ризобий, несущих дополнительные гены азотфиксации:
1 — клетка-донор гена азотфиксации; 2 — вырезание гена азотфиксации с помощью фермента рестриктазы; 3 — гены азотфиксации; 4 — интеграция гена азотфиксации в ДНК плазмиды (5); 6 — ДНК плазмиды с геном азотфиксации; 7 — трансформация плазмиды в клетку-реципиент; 8 — клетка-реципиент с дополнительным геном азотфиксации.

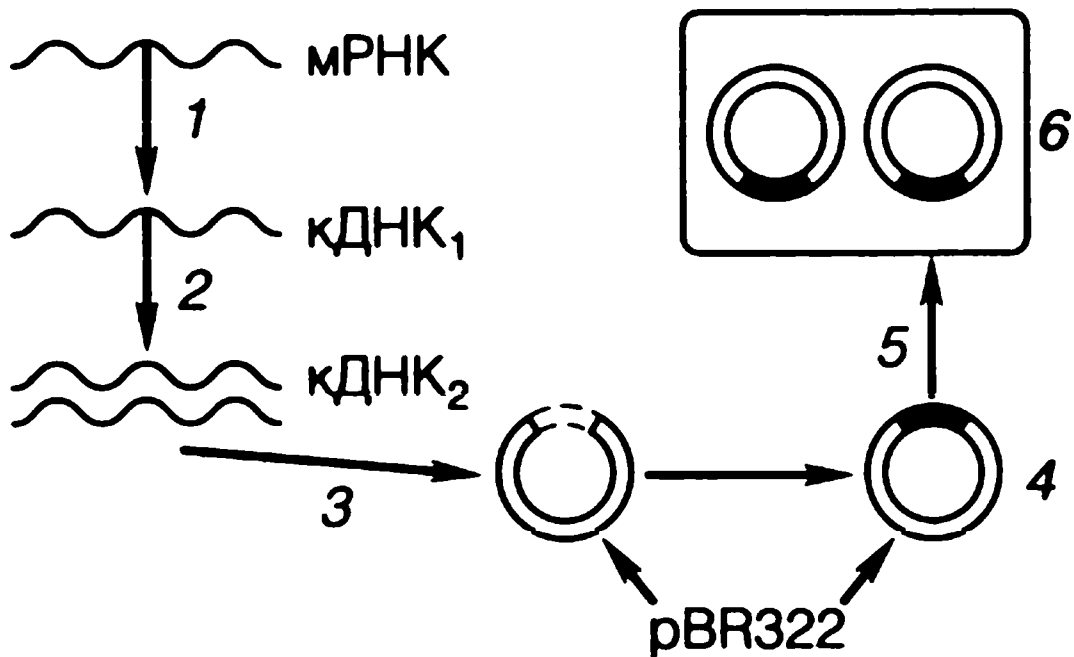


Рис. 76

Схема получения генетически модифицированных клеток кишечной палочки — продуцентов интерферона человека:
мРНК — интерфероновая РНК из клеток человека; кДНК₁ — комплементарная одноцепочечная ДНК; кДНК₂ — комплементарная двуцепочечная ДНК; pBR322 — плазмидный вектор; 1 — обратная транскрипция; 2 — репликация; 3 — встраивание гена интерферона в плазмиду; 4 — плазида с геном интерферона; 5 — трансформация; 6 — клетка кишечной палочки с реконструированной плазмидой.

ДНК-лигазы. Эти ферменты обеспечивают соединение двуцепочечных фрагментов ДНК, то есть восстановление фосфодиэфирных связей между соседними нуклеотидами. Открытие ферментов состоялось в различных лабораториях мира в 1967 г. Они являются второй по важности группой ферментов, используемых в генетической инженерии.

Лигазы способны связывать между собой фрагменты не только ДНК, но и РНК. Наиболее изучены ДНК-лигазы кишечной палочки и её фагов — *T4*, *T7*. Благодаря ДНК-лигазам удастся объединять фрагменты ДНК, выделенные из разных, подчас очень далеких по происхождению организмов в единую гибридную молекулу ДНК.

Полимеразы. Общее свойство ДНК- и РНК-полимераз — их способность катализировать матричный синтез нуклеиновых кислот в направлении $5' \rightarrow 3'$. Для осуществления реакции полимеризации необходимо наличие одноцепочечной ДНК (РНК)-матрицы и участка, комплементарного этой цепи фрагмента, — праймера (затравки).

ДНК-полимераза впервые была обнаружена в 1958 г. у кишечной палочки. Особый интерес представляют термостабильные полимеразы, выделенные из бактерий, обитающих в термальных водах. Эти ферменты стабильно работают при $70-80^{\circ}\text{C}$, что позволяет значительно повысить скорость катализируемых ими реакций.

Полимеразы незаменимы для получения множественных копий определенных фрагментов ДНК. Эти ферменты позволяют обнаружить, размножить и исследовать даже единичную копию какого-либо гена в исходном материале. В середине 1980-х гг. был разработан метод, получивший название полимеразной цепной реакции (ПЦР). Сущность метода состоит в искусственном синтезе копий исследуемого образца ДНК в количестве, достаточном для его последующего анализа. Используя метод ПЦР, можно приумножать исследуемый фрагмент ДНК в миллион и более раз, что позволяет выявлять индивидуальные гены даже в очень больших и сложных геномах, например в геноме человека.

Чувствительность метода такова, что с помощью ПЦР можно выявить необходимую последовательность нуклеотидов даже в том случае, если она встречается однажды в образце из 100 000 клеток. При этом для анализа необходимо всего лишь 10^{-9} г ДНК. В настоящее время лаборатории оснащены автоматизированными системами, существенно облегчающими проведение ПЦР.

Метод ПЦР нашел широкое применение в биологии и медицине. Например, с его помощью проводят раннюю диагностику ВИЧ-инфекции и генетических болезней человека, что не удастся осуществить другими методами. Используют метод ПЦР и в судебно-медицинской практике, например для определения отцовства или обнаружения преступника. ПЦР широко применяют и для идентификации человеческих останков. С помощью ПЦР удалось даже «размножить» фрагменты ДНК из ископаемых останков мозга человека, возраст которых составлял 7 тыс. лет.

В 1970 г. при изучении ретровирусов была обнаружена особая разновидность полимераз — обратные транскриптазы, или ревертазы. Полное название этого фермента — РНК-зависимая ДНК-полимераза. Ревертазы обеспечивают синтез молекулы ДНК на матрице РНК, то есть обратную транскрипцию. Наиболее детально изучена ревертаза вирусов птиц. Также известно, что цикл развития в

клетках человека вируса СПИДа включает интеграцию в человеческий геном ДНК-копии этого РНК-содержащего вируса. Следовательно, взаимодействие этого опаснейшего паразита с клетками организма человека не обходится без участия фермента ревертазы.

Обратная транскриптаза находит применение в тех ситуациях, когда на матрице РНК необходимо получить ДНК-копию. Примером такой операции служит создание генно-инженерного интерферона человека.

Как видно из краткого обзора важнейших ферментов, микроорганизмы и вирусы «вооружили» генетическую инженерию незаменимыми биокатализаторами, без которых не могут протекать ключевые биохимические процессы.

Векторы генетической информации. Необходимая операция в любой генно-инженерной разработке — это введение в клетку и экспрессия в ней генетической информации, закодированной в искусственно созданных молекулах ДНК. Для того чтобы искусственно созданная молекула ДНК стала составной частью генетического аппарата клетки, она должна либо встроиться в ее геном, либо стать способной к независимой (автономной) репликации. Такими природными свойствами обладают некоторые бактериофаги и плазмиды бактерий.

В генетической инженерии введение в клетку генетической информации осуществляют с помощью так называемых векторных молекул, или векторов. Понятие «вектор» в генетическую инженерию введено М. Томасом в 1974 г. для обозначения молекулы ДНК, способной переносить в клетку-реципиент чужеродную ДНК любого происхождения. В результате в такой клетке становится возможным воспроизводство, или клонирование, любого числа копий этой ДНК. Поэтому вектор является важнейшим инструментом процесса клонирования; он обеспечивает образование дополнительных копий фрагмента ДНК в растущей популяции генетически модифицированных клеток соответствующего вида.

Практически все основные типы векторов имеют микробное происхождение. Чаще всего в роли векторов используют плазмиды бактерий, фаги и вирусы животных, фрагменты хромосом дрожжей, а также комбинации названных носителей генетической информации.

Плазмиды бактерий — это относительно небольшие по объёму информации молекулы ДНК, кодирующие весьма важные для клетки процессы. Плазмидные векторы наиболее универсальны, с их помощью клонируют как небольшие фрагменты ДНК (10–20 т. п. н.), так и фрагменты объёмом 50–100 т. п. н. и более.

Среди плазмид кишечной палочки (*E. coli*) используют в качестве вектора, например, *COL EIamp* из резистентного к антибиотику ампициллину штамма. Из сенной палочки (*Bac. subtilis*) выделена плазида *pUB110*, а *Ti*-плазмиды — *pTi B6-806*, *pTi C58* выделены из широко известной агробактерии (*Ag. tumefaciens*), вызывающей опухоли растительных тканей. Векторы были также созданы на основе *Ri*-плазмид бактерий, вызывающих у растений заболевание «волосистой корень».

Бактерии рода стрептомицес (*Streptomyces*) — продуценты около 60% известных антибиотиков, дали для клонирования плазмиды *SCP2* (*Str. coelicolor*) и *SLP1* (*Str. lividans*).

Фаговые векторы конструируют на основе ДНК бактериофагов с таким расчётом, чтобы рДНК можно было бы упаковать в фаговые частицы. Это позволяет клонировать гены, продукты которых токсичны для клетки, но не оказывают

вредного воздействия на фаг. Фаговые векторы и фаговые рекДНК относительно легко выделяются из клеток без примеси бактериальной ДНК.

Наиболее распространены векторы на основе λ -фага кишечной палочки, способные клонировать фрагменты ДНК размером около 20 т. п. н., а также нитевидные фаги этой же бактерии *M13*, *f1*, *fd*. Последние позволяют получать большее количество векторной и клонируемой ДНК, поскольку концентрация их фаговых частиц в среде достигает 10^{12} в 1 мл.

Векторы на основе хромосом дрожжей. Эти векторы позволяют клонировать *значительные* по объёму фрагменты ДНК (200 т. п. н. и более). На их основе созданы, в частности, векторы типа YAC (от *англ.* yeast artificial chromosome — искусственная дрожжевая хромосома), которые содержат все структурные элементы хромосом — репликатор, центромеру, теломеры. С помощью векторов дрожжевого происхождения оказалось возможным существенно ускорить выполнение программы «Геном человека», поскольку эти векторы обеспечивают выделение и клонирование специфичных последовательностей ДНК человека.

Векторы на основе фитовирусов не получили широкого распространения, их используют в основном в фитобиотехнологии. В первую очередь это относится к ДНК-содержащим вирусам (например, вирусу мозаики цветной капусты). С помощью таких векторов удаётся клонировать небольшие фрагменты ДНК (около 200–400 п. н.).

Векторы на основе вирусов животных. Поскольку плазмиды у высших животных пока не известны, в качестве векторов используют в основном описанные ниже вирусы.

Вирус обезьян *SV40* используют для конструирования плазмидных векторов. Его вирусная ДНК интегрируется в ДНК клетки-хозяина, вызывая геномные перестройки и клеточную онкотрансформацию. Этот вирус был использован для создания в 1972 г. первой рекомбинантной ДНК.

Вирус осповакцины на протяжении двух веков используют для вакцинации людей против оспы. С помощью этого вируса удаётся клонировать фрагменты ДНК размером до 25 т. п. н., в частности гены, кодирующие белки-антигены различных болезнетворных вирусов. Это позволило создать одну из первых генно-инженерных вакцин против оспы и гепатита В.

Ретровирусы обладают одноцепочечной РНК, но их жизненный цикл обязательно проходит через стадию двуцепочечной ДНК, что позволяет использовать их для генно-инженерных операций. Большинство ретровирусных векторов создано на базе вируса лейкоза мышей (*MLV*). Переносимый ген интегрируется в хромосому, обеспечивая стабильный терапевтический эффект при генной терапии.

С целью повышения эффективности и расширения области использования осуществляют конструирование комбинированных векторов на основе фагов и плазмид. Дж. Коллинс и Б. Хон в 1978 г. впервые ввели в практику векторную систему «плазида + ДНК λ -фага» (*cos*-вектор). Подобным векторам (фазмидам, космидам) присущи свойства фага и плазмиды, то есть способность упаковывать свою ДНК в капсид и автономно реплицироваться. Посредством таких гибридных векторов удаётся клонировать ДНК размером до 45–47 т. п. н., поэтому их часто используют для конструирования банка генов.

ГЛАВА 3. ФИТОБИОТЕХНОЛОГИЯ

Фитобиотехнология — раздел биотехнологии, объектами которой служат клетки и ткани растений, а также биоактивные молекулы растительного происхождения (ферменты, нуклеиновые кислоты, стериды и некоторые другие соединения). Клетки и ткани высших растений, выращиваемые на питательных средах в строго контролируемых условиях, все шире используют в биотехнологии. Обширное царство растений — это потенциально неограниченный источник клеток и тканей, богатых ценными биоорганическими соединениями, в которых нуждается человечество.

Хотя растительные клетки и ткани принадлежат к более дифференцированным организмам по сравнению, например, с бактериями, тем не менее они способны культивироваться в форме неорганизованной клеточной массы (каллуса), из которой затем удается получить полноценное растение-регенерант. В этом проявляется присущая растениям тотипотентность — свойство растительной клетки воспроизводить целый организм.

В случае культивирования изолированных клеток удается получать генетически измененные варианты исходной формы, которые передают новые признаки потомству. Этим добиваются создания новых форм, пригодных для выборки или селекции с целью получения новых сортов растений для сельского и лесного хозяйства.

В фитобиотехнологии с целью создания генетически модифицированных растительных клеток в качестве векторных молекул используют названные выше *Ti*-плазмиды — *pTi B6-806*, *pTi C58*, выделенные из широко известной агробактерии (*Agr. tumefaciens*), а также ДНК-содержащий вирус мозаики цветной капусты.

В конце XX столетия удалось создать ряд генетически модифицированных растений, несущих новые ценные для человека биохимические признаки. В результате интеграции генов бобового растения фасоли в геном подсолнечника в последнем начал синтезироваться полноценный белок фазеолин. Такое растение получило название «Санбин» (от *англ.* sun — солнце, bean — боб). Кроме генов белка фазеолина, локализованы и выделены гены таких белков, как зеин кукурузы и легумин гороха. Эти гены удается переносить в растения других видов.

Ответственными за азотфиксацию являются *nif*-гены бактерий, которые кодируют синтез ключевого фермента этого биохимического процесса — нитрогеназы. Благодаря успехам генетической инженерии практически решена проблема увеличения числа *nif*-генов в клетках азотфиксаторов, вступающих в симбиоз с одним из бобовых растений — донником. Генно-инженерная разработка реализована в соответствии с приведённой выше схемой (см. рис. 75). На базе таких операций в настоящее время стало реальным создание методами генетической инженерии злаковых растений с *nif*-генами.

Исследования в области биохимии растений показали, что устойчивость к водному стрессу обеспечивают некоторые низкомолекулярные соединения, накапливающиеся в клетке. Одно из таких соединений — аминокислота пролин. Известно, что в бактериальных клетках накопление пролина контролируют ферменты, кодируемые особыми генами *proA*, *proB* и *proC*. Эти гены методами гене-

тической инженерии были клонированы и включены в вектор на основе плазмиды *pTi*, который перенес их в растения. В результате этой операции были получены модифицированные растения, в которых накопление пролина превышало контроль в 4–6 раз. Побеги таких растений проявили высокую устойчивость к засолению: они укоренялись и могли расти при высокой концентрации соли в среде (20 г/л и более).

Основным объектом генной инженерии в области защиты растений от вредных насекомых стала бактерия *Bacillus thuringiensis*, синтезирующая токсины, губительные для насекомых. Методами биотехнологии проводится улучшение штаммов этой бактерии — совершенствуется структура токсинов и интенсифицируется процесс токсинообразования. Локализованы и выделены фрагменты бактериальной ДНК (*Bt*-гены), контролирующие синтез токсинов, которые могут быть перенесены как в защищаемое растение, так и в геном других микробов.

В настоящее время учеными созданы трансгенные растения табака, картофеля, кукурузы, в геном которых перенесены *Bt*-гены. В результате растения оказались устойчивыми к непарному шелкопряду, колорадскому жуку, кукурузному мотыльку и другим вредным видам. Эта устойчивость связана с накоплением в генетически модифицированных растениях белков, токсичных для вредителей.

Классическая селекция растений на устойчивость к болезням, вызываемым вирусами, бактериями и грибами, в настоящее время удачно дополняется генно-инженерными методами. Ученые изучают возможности переноса в геном хозяина генов, ответственных за синтез соединений, подавляющих развитие паразитов растений, например введением в растения генов, кодирующих устойчивость томата к фитофторозу, картофеля — к фитофторозу и фузариозу. Созданы трансгенные растения кукурузы, у которых устойчивость к опасной грибной болезни — гельминтоспориозу — контролируется *Hm*-геном. Этот ген контролирует обезвреживание токсинов паразитического гриба. Методами генетической инженерии получены растения табака, устойчивые к вирусу табачной мозаики, картофеля — к вирусам *X* и *L*, тыквы — к вирусу мозаики тыквенных культур.

Учеными созданы трансгенные сорта табака и картофеля с повышенной устойчивостью к патогенным грибам и бактериям на основе использования растений редьки и амаранта, богатых фитонцидами. Эти летучие соединения губительно действуют на паразитические микроорганизмы. Исследования показали, что, например, в растениях редьки синтез фитонцидов пептидной природы контролируется особым геном *Rs-AFP2*. Посредством переноса генов редьки и амаранта, кодирующих синтез фитонцидов в этих растениях, были получены высокоустойчивые к болезням сорта картофеля Лорх и Эффект.

С целью повышения устойчивости к фитопатогенным вирусам картофеля, табака и турнепса была проведена успешная генно-инженерная операция по введению в геном этих растений гена человеческого интерферона *Inf*. Белок интерферона, один из ключевых белков антивирусного иммунитета млекопитающих, оказался эффективным и против растительных вирусов. В качестве компонента векторной системы в этой операции была использована ДНК вируса мозаики цветной капусты.

ГЛАВА 4. ЗООБИОТЕХНОЛОГИЯ

Ветвью биотехнологии является зообиотехнология, а объектами этой отрасли служат клетки животных и человека. В настоящее время освоены методы культивирования лимфобластов, продуцирующих интерферон; клеток-гибридов, образующих моноклональные антитела; различных тканей, используемых, в частности, для репродукции вирусов и т. д.

Методами генетической инженерии удастся повысить устойчивость сельскохозяйственных животных к болезням. Один из таких методов — это получение трансгенных животных, в геном которых введены гены антисмысловой РНК зоопатогенных вирусов. Репликация антисмысловой РНК в клетках генетически модифицированных животных приводит к ее последующей гибридизации со смысловой вирусной РНК и, следовательно, к подавлению репродукции вируса. На этой основе были получены трансгенные сельскохозяйственные животные, устойчивые к вирусу лейкоза крупного рогатого скота и аденовирусу кроликов.

Другое направление генетической инженерии — это введение в клетки животных генов, кодирующих вирусные белки, в особенности их мутационные формы. В результате создается внутриклеточный иммунитет к соответствующим вирусам. Например, были получены трансгенные линии кур, устойчивых к вирусу лейкоза, у которых в клетках синтезировался белок вирусной оболочки. В известном смысле такие генетически модифицированные животные сами себя вакцинируют против болезнетворных микроорганизмов.

Среди разнообразных защитных механизмов, отражающих атаку болезнетворных микробов на человека, особое место занимают открытые в 1957 г. белки интерфероны, которые служат первой линией защиты против вирусных инфекций. Поэтому их производство и использование для профилактики вирусных болезней представляется весьма перспективным.

Однако использование для этих целей непосредственно культуры человеческих клеток оказалось дорогостоящим и экономически невыгодным. Поэтому для решения этой проблемы были использованы методы генетической инженерии. В качестве продуцентов интерферонов используют трансгенные штаммы микроорганизмов, в геном которых введена плаزمиды со встроенной молекулой ДНК, комплементарной интерфероновой мРНК человека (см. рис. 76).

Среди первых продуцентов человеческого интерферона оказались кишечная палочка. Один из штаммов кишечной палочки, продуцирующий человеческий интерферон, был создан российскими учёными в Институте биоорганической химии им. М. М. Шемякина и Ю. А. Овчинникова. Бактерии с генами интерферонов человека продуцируют специфический белок в количестве 200–250 мкг в 1 л бактериальной суспензии, что сделало этот биотехнологический процесс высокорентабельным.

Для этой цели также используют дрожжевые грибы. Дрожжи часто оказываются более предпочтительными продуцентами ценных веществ: они растут на более дешёвых питательных средах, на них не действуют фаги, они крупнее бактерий и легче сепарируются.

Возможность переноса генетической информации из эукариотических клеток в прокариотические сняла проблему массового культивирования клеток животных и человека. Это позволило методами генетической инженерии с помощью рекомбинантных штаммов микроорганизмов получать в промышленном масштабе, например, такие ценнейшие лекарственные препараты, как инсулин (1978) и соматотропный гормон — фактор роста (1977).

Среди лекарственных препаратов ведущее место в профилактике инфекционных болезней занимают вакцины. В настоящее время методами генетической инженерии созданы принципиально новые — генно-инженерные — вакцины, например вакцина против гепатита В. С этой целью ген, кодирующий поверхностный антиген *HbsAg*, был перенесён в геном дрожжевых клеток, легко культивируемых, в отличие от самого вируса. Этот антиген впоследствии отделяют от дрожжей-продуцентов и используют для приготовления вакцины.

Аналогично была создана поливалентная генно-инженерная вакцина против гепатита В и оспы. Для этого ген вируса гепатита В, контролирующий синтез антигена, был встроен в геном вируса коровьей оспы (вируса осповакцины) и вместе с последним перенесен в клетку-реципиент.

Таким образом, весьма обычные в природе микроорганизмы — дрожжи, кишечная и сенная палочки посредством генетической инженерии стали продуцентами лекарственных препаратов, производство которых во многом определяет современный уровень медицины.

Тестовые задания

1. Соотнесите продукты биотехнологии и группы бактерий-продуцентов:

<ol style="list-style-type: none"> 1) кисломолочные продукты; 2) земледобрительные препараты; 3) молочная кислота; 4) средства для борьбы с насекомыми; 5) витамин В₁₂; 6) анатоксины; 7) энтомотоксины; 8) фитобактериомицин; 	<ol style="list-style-type: none"> а) лактобактерии; б) <i>Bacillus thuringiensis</i>; в) бифидобактерии; г) патогенные для человека бактерии; д) актинобактерии; е) пропионовокислые бактерии; ж) бактерии-ризобии.
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------
2. Соотнесите продукты биотехнологии и группы грибов-продуцентов:

<ol style="list-style-type: none"> 1) этиловый спирт; 2) фумаровая кислота; 3) ферменты протеазы; 4) средства для борьбы с насекомыми; 5) лимонная кислота; 6) кормовой белок; 7) пиво; 8) сыр; 9) антибиотики; 10) витамин В₂; 	<ol style="list-style-type: none"> а) гриб эремотециум; б) грибы аспергиллы; в) грибы пенициллы; г) дрожжи; д) муконовые грибы; е) энтомофторовые грибы.
--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------
3. Какие задачи решает генетическая инженерия?
 - 1) скрещивание генетически близких организмов в процессе полового размножения; 2) скрещивание генетически отдаленных организмов в процессе

полового размножения; 3) создание новых организмов посредством операций над ДНК; 4) получение продуктов жизнедеятельности генетически модифицированных организмов; 5) устранение генетических нарушений в организме.

4. Соотнесите ферменты, используемые в генетической инженерии, и ускоряемые ими реакции.
- | | |
|--------------------|---------------------------------------------|
| 1) ДНК-полимеразы; | а) соединение двуцепочечных фрагментов ДНК; |
| 2) рестриктазы; | б) разрезание полинуклеотидной цепочки; |
| 3) ДНК-лигазы; | в) синтез комплементарной цепочки ДНК. |
5. Какие лекарственные средства получают с помощью генетически модифицированных микроорганизмов?
- 1) гормон инсулин; 2) сульфаниламиды; 3) гормон роста; 4) ацетилсалициловую кислоту; 5) интерфероны; 6) глицин.

Раздел 7

ПРАКТИЧЕСКИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1.

БИОГЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ И ИХ РОЛЬ В ОРГАНИЗМАХ

РАБОТА 1.

МИКРОХИМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЗОЛЫ РАСТЕНИЙ (1 Ч)

Цель работы: ознакомиться с методикой постановки качественных реакций на некоторые биогенные элементы, находящиеся в золе растений.

Материалы и оборудование. Растительная зола, фильтровальная бумага, штативы с пробирками, предметные стёкла, пипетки, стеклянные палочки, микроскоп.

Реактивы. Вода дистиллированная, 10%-ный раствор HCl , 1%-ный раствор H_2SO_4 , 1%-ные растворы химически чистых солей: свинцово-медного нитрита натрия, двузамещённого гидрофосфата натрия, молибдата аммония в азотной кислоте, нитрата стронция, жёлтой кровяной соли.

Пояснения к работе. В золе растений в разных количествах содержатся калий, натрий, кальций, магний, железо, фосфор, сера, хлор, кремний и другие элементы, которые получили название *зольных*. Метод обнаружения элементов, входящих в состав золы, основан на химических реакциях, в результате которых образуются характерные кристаллы, легко различимые даже при малом увеличении микроскопа.

Ход работы. По одной маленькой ложечке золы насыпают в две пробирки, в одну из них наливают 3–4 мл дистиллированной воды, в другую — такое же количество 10%-ного раствора HCl , обе пробирки тщательно перемешивают, а их содержимое отдельно отфильтровывают в другие чистые пробирки.

В водной вытяжке делают реакцию на Cl^- . Для этого в неё приливают несколько капель раствора AgNO_3 , который в присутствии хлора даёт белый творожистый осадок AgCl .

В солянокислой вытяжке определяют *калий, кальций, магний, фосфор, серу и железо*. Для этого на чистые предметные стёкла стеклянной палочкой наносят по одной капле вытяжки и рядом с ней по одной капле соответствующего реактива. Обе капли перемешивают и тонким слоем размазывают по стеклу. Палочка каждый раз должна быть промыта и вытерта фильтровальной бумагой.

Когда мазки подсохнут, под микроскопом рассматривают кристаллы соединений, которые образовались в результате взаимодействия реактивов с элементами, находящимися в золе.

Обнаружение калия. Вначале готовят комплексную соль свинцово-медный нитрит натрия — $[\text{Na}_2\text{CuPb}(\text{NO}_2)_6]$. Для этого берут 2 г нитрита натрия, 0,9 г ацетата меди и 1,6 г ацетата свинца, которые растворяют в 15 мл дистиллированной воды, подкисленной 0,2 мл 30%-ной уксусной кислоты. Полученный реактив хранят в склянке с притёртой пробкой и периодически взбалтывают. Каплю этого реактива смешивают с каплей солянокислой вытяжки золы. Образуются кристаллы свинцово-медного нитрита калия — чёрного или тёмно-коричневого цвета в форме кубов, призм и др.

Обнаружение кальция. Каплю вытяжки смешивают с 1%-ным раствором H_2SO_4 , в результате реакции образуются собранные в пучки бесцветные игольчатые кристаллы гипса $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$.

Обнаружение магния. Каплю раствора смешивают с каплей 1%-ного раствора аммиака и с каплей 1%-ного раствора двузамещённого гидрофосфата натрия. Образуются бесцветные кристаллы фосфата аммония-магния, имеющие вид ящичков, крышек, звёзд.

Обнаружение фосфора. Каплю вытяжки смешивают с каплей 1%-ного раствора молибдата аммония в азотной кислоте. В результате реакции образуются зеленовато-жёлтый кристаллический осадок комплексного соединения фосформолибдата аммония, принимающего постепенно всё более интенсивную зелёную окраску.

Обнаружение серы. Каплю вытяжки смешивают с каплей 1%-ного раствора нитрата стронция. В результате реакции образуется сульфат стронция, который имеет форму мелких закруглённых кристаллов.

Обнаружение железа. В маленькую пробирку отливают несколько капель вытяжки и добавляют небольшое количество 1%-ного раствора жёлтой кровяной соли $\text{KFe}(\text{CN})_6$. В присутствии железа образуется комплексное соединение тёмно-синего цвета — берлинская лазурь $\text{Fe}[\text{Fe}(\text{CN})_6]_3$.

ГЛАВА 2. БЕЛКИ И АМИНОКИСЛОТЫ

РАБОТА 1.

ЦВЕТНЫЕ КАЧЕСТВЕННЫЕ РЕАКЦИИ НА АМИНОКИСЛОТЫ И БЕЛКИ (1 Ч)

Цель работы: ознакомиться с методикой постановки качественных реакций на белки и некоторые аминокислоты.

Оборудование. Штативы с пробирками, капельницы, спиртовки.

Реактивы. Раствор куриного белка, 10% -ный раствор NaOH, 1% -ный раствор CuSO_4 , 0,5% -ный раствор NaNO_2 , 0,5% -ный раствор $\text{Pb}(\text{CH}_3\text{COO})_2$, HCl (конц.), HNO_3 (конц.), 2,5% -ный раствор формальдегида.

Указания к работе. 1. Все работы с концентрированными кислотами проводить в вытяжном шкафу! 2. Для приготовления раствора белка отделяют белок 1–2 яиц от желтка и взбалтывают его с 1 л дистиллированной воды, фильтруют через марлю.

Ход работы.

1. Биуретовая реакция. Вещества, содержащие не менее двух пептидных связей, образуют в щелочной среде с ионами меди комплексы, окрашенные в сине-фиолетовый цвет. В пробирку налейте 1 мл раствора белка, прибавьте 5 капель 10% -ного раствора NaOH и 2 капли 1% -ного раствора CuSO_4 . Наблюдайте изменение окраски.

2. Ксантопротеиновая реакция. Белки, содержащие бензольное или индольное кольцо, нитрируются крепкой азотной кислотой с образованием нитросоединений жёлтого цвета. В пробирку налейте 1 мл раствора белка и прибавьте 5 капель концентрированной HNO_3 . Появляется осадок денатурированного белка. Нагрейте пробирку на спиртовке и заметьте цвет осадка. При добавлении 10% -ного раствора NaOH окраска переходит в оранжевую.

3. Реакция Фоля на серосодержащие аминокислоты (цистеин, цистин). В пробирку налейте 1 мл 0,5% -ного раствора $\text{Pb}(\text{CH}_3\text{COO})_2$, добавьте 10% -ный раствор NaOH до растворения образовавшегося осадка гидроксида свинца. Прилейте несколько капель белка и нагрейте. Появляется тёмное окрашивание.

4. Реакция на триптофан. Аминокислота триптофан, образующаяся при гидролизе белка, конденсируется с формальдегидом. Продукт конденсации окисляется и при взаимодействии с кислотами образует окрашенные соли. В пробирку поместите 2 мл разбавленного раствора белка, добавьте каплю 2,5% -ного раствора формальдегида и 6 мл концентрированной HNO_3 , перемешайте и оставьте на 10 мин. Затем прибавьте при встряхивании 10 капель 0,5% -ного раствора NaNO_2 . Развивается интенсивное сине-фиолетовое окрашивание.

РАБОТА 2.

ЩЕЛОЧНОЙ ГИДРОЛИЗ БЕЛКА (1 Ч)

Цель работы: ознакомиться с методикой проведения гидролиза белка и постановки качественных реакций на его продукты.

Оборудование. Штативы с пробирками, капельницы, спиртовки.

Реактивы. 10% -ный раствор NaOH, 1% -ный раствор CuSO_4 , 0,5% -ный раствор $\text{Pb}(\text{CH}_3\text{COO})_2$.

Ход работы. Положите в пробирку прядку волос (лучше светлых) и залейте 2 мл 10% -ного раствора NaOH. Осторожно нагрейте пробирку, следя за гидролизом белка волос (кератина). Когда волосы исчезнут, отлейте несколько капель гидролизата в первую пробирку и добавьте 1–2 капли 1% -ного раствора CuSO_4 . К большей части раствора (вторая пробирка) добавьте 5 капель 0,5% -ного раствора $\text{Pb}(\text{CH}_3\text{COO})_2$.

Распад белка на аминокислоты делает невозможным протекание биуретовой реакции (первая пробирка), но не станет препятствием для реакции на серосодержащие аминокислоты, которыми богат кератин волос (появится тёмное окрашивание содержимого второй пробирки). Отметьте изменение окраски содержимого пробирок, сопоставьте эти наблюдения с результатами опытов, описанных в работе 1, и объясните их.

ГЛАВА 3. УГЛЕВОДЫ

РАБОТА 1. ЦВЕТНЫЕ КАЧЕСТВЕННЫЕ РЕАКЦИИ НА УГЛЕВОДЫ (1 Ч)

Цель работы: ознакомиться с методикой постановки качественных реакций на углеводы.

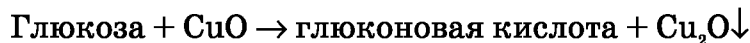
Оборудование. Штативы с пробирками, чашки фарфоровые, водяная баня.

Реактивы. 1%-ные растворы глюкозы, фруктозы, пентозы (ксилозы или арабинозы), 2%-ные растворы сахарозы, мальтозы, 10%-ные растворы NaOH, HCl (конц.), мочевины, 5%-ный раствор CuSO₄

Ход работы. В основе цветных качественных реакций, позволяющих отличить отдельные группы углеводов друг от друга, лежат реакции дегидратации и окисления.

1. Реакция с мочевиной на моносахариды. В три фарфоровые чашки насыпьте по 0,5–1 г мочевины, добавьте по 2–3 капли 1%-ного раствора глюкозы, фруктозы или пентозы и 5–6 капель концентрированной HCl. Покачивая чашку, растворите мочевины, после чего поставьте чашку на водяную баню. Через 10–15 мин в чашке с фруктозой появляется бирюзово-синее кольцо, глюкоза даст красную окраску, а пентозы — жёлтую.

2. Восстанавливающие свойства моно- и дисахаридов. Моно- и дисахариды, имеющие свободную альдегидную или кетонную группу, восстанавливают CuO до Cu₂O, что сопровождается появлением осадка красного цвета. При этом углеводы окисляются до соответствующих кислот, например:



Дисахариды, не имеющие свободных альдегидных групп, восстанавливающей способностью не обладают.

В три пробирки переносят по 3–4 мл раствора глюкозы, мальтозы, сахарозы, прибавляют по 1–2 мл раствора NaOH и по каплям раствор CuSO₄. Все растворы окрашиваются в синий цвет. Пробирки ставят на водяную баню, наблюдают появление красного осадка в пробирках с глюкозой и мальтозой — углеводами, имеющими свободную альдегидную группу. В пробирке с сахарозой такой осадок не образуется.

РАБОТА 2. ЗАЩИТНОЕ ДЕЙСТВИЕ САХАРОЗЫ НА ЦИТОПЛАЗМУ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ (1 Ч)

Цель работы: ознакомиться с влиянием сахарозы на водоудерживающую способность растительных тканей и их устойчивость к отрицательным температурам.

Материалы и оборудование. Корнеплоды свёклы, 0,5 и 1,0 М растворы сахарозы, поваренная соль, лёд колотый или снег, скальпели, пробочные сверла диаметром 5–6 мм, бритвы, пробирки, микроскопы, предметные стекла.

Пояснение к работе. При воздействии отрицательных температур в межклетниках растительных тканей образуются кристаллы льда, которые оттягивают

воду из клеток, что приводит к обезвоживанию и повреждению цитоплазмы. Увеличение концентрации сахаров в тканях растения повышает их водоудерживающую способность и оказывает защитное действие на цитоплазму клетки.

Ход работы. Корнеплод свёклы разрезают на диски толщиной 5 мм и с помощью пробочного сверла делают высечки диаметром 5–6 мм. Высечки тщательно ополаскивают водой и помещают по 3–4 в каждую из трёх пробирок. В первую пробирку наливают 5 мл дистиллированной воды, во вторую — 5 мл 0,5 М раствора сахарозы, в третью — 5 мл 1 М раствора сахарозы.

Пробирки надписывают и на 20 мин погружают в сосуд с охладительной смесью, состоящей из трёх частей льда или снега и одной части поваренной соли. Затем пробирки вынимают из охладительной смеси и размораживают в стакане с водой комнатной температуры.

Окрашивание жидкости в пробирках обусловлено повреждением растительных клеток и выходом их пигмента (антоциана) наружу. Отмечают различия в интенсивности окрашивания жидкостей в пробирках и объясняют их. Из дисков с помощью бритвы готовят тонкие срезы и рассматривают их под микроскопом (увеличение 100×). Подсчитывают общее количество клеток в одном поле зрения и число обесцвеченных клеток, из которых вышел пигмент. Делают вывод о защитном действии сахарозы на растительные клетки.

РАБОТА 3.

ЗАЩИТНОЕ ДЕЙСТВИЕ САХАРОЗЫ НА БЕЛКИ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ ПРИ ОТРИЦАТЕЛЬНЫХ ТЕМПЕРАТУРАХ (1 Ч)

Цель работы: ознакомиться с защитным действием сахарозы на структуру белка при воздействии отрицательных температур.

Пояснения к работе. Белок сохраняет естественную (нативную) структуру молекулы в определённых пределах температуры. Отрицательные температуры оказывают повреждающее действие на белки, и они коагулируют. Углеводы, в частности сахароза, стабилизируют белковые молекулы, защищая их от повреждающего действия отрицательных температур.

Материалы и оборудование. Клубни картофеля, 0,5 и 1,0 М растворы сахарозы, тёрки, марля, поваренная соль, лёд колотый или снег, пробирки, пипетки на 10 мл, коническая колба.

Ход работы. Очищенный клубень картофеля натирают на тёрке, переносят на двойной слой марли, отжимают через неё сок в коническую колбу и дают отстояться крахмалу.

Надосадочную жидкость, содержащую раствор белков, аккуратно (не взбалтывая содержимого колбы) наливают в три пробирки по 2,5 мл в каждую. В первую пробирку добавляют 2,5 мл дистиллированной воды (контрольный вариант), во вторую — 2,5 мл 0,5 М раствора сахарозы, в третью — 2,5 мл 1 М раствора сахарозы. Затем содержимое пробирок тщательно перемешивают и ставят на 20 мин в охладительную смесь, состоящую из трёх частей льда или снега и одной части поваренной соли. После воздействия низких температур пробирки отстаивают в стакане с водопроводной водой и, не встряхивая, наблюдают образование хлопьев коагулирующего белка.

Коагуляция свидетельствует о денатурации белка под воздействием отрицательной температуры, то есть о потере белком его естественной структуры. Чем сильнее выражено защитное действие сахарозы, тем слабее коагуляция белка. Пробирки зарисовывают и делают вывод о защитном действии сахарозы при заморзании растительных тканей.

РАБОТА 4. МИКРОХИМИЧЕСКОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ КРАХМАЛА В РАСТЕНИЯХ

Цель работы: обнаружить крахмал в клетках растений и в растительных продуктах.

Материалы и оборудование. Клубень картофеля, мука (пшеничная, ржаная, кукурузная и др.), раствор Люголя (аптечная форма — $KI + I_2$), вода кипячёная, нож, скальпель или лезвие бритвы, пробирки, пипетки, стеклянные палочки, предметные и покровные стёкла, микроскоп.

Пояснение к работе. Запасной полисахарид крахмал накапливается в тканях растений в виде зёрен, форма и размеры которых специфичны для каждого вида растения. Обнаружение крахмальных зёрен в растительных клетках и в растительных продуктах основано на свойстве крахмала окрашиваться йодом в сине-фиолетовый цвет.

Ход работы. Небольшой клубень картофеля очищают от кожуры и режут ножом пополам. На срез клубня наносят 3–4 капли раствора Люголя и равномерно распределяют его стеклянной палочкой по поверхности. Через 1 мин, когда поверхность клубня приобретёт тёмную окраску в результате окрашивания крахмальных гранул, раствор Люголя смывают с клубня проточной водой. Затем острым лезвием бритвы или скальпелем с окрашенной поверхности делают тонкие, толщиной в несколько растительных клеток, срезы, которые переносят на предметное стекло в каплю воды, накрывают покровным стеклом и микроскопируют при увеличении 80–100×. На препарате будут видны клетки паренхимы клубня с неокрашенными клеточными стенками, поскольку полисахарид целлюлоза йодом не окрашивается. Внутри клеток будут видны крупные зёрна крахмала, окрашенные в сине-фиолетовый цвет.

Для обнаружения крахмальных зёрен в муке готовят водную суспензию: в пробирку наливают 5 мл воды, переносят в неё 0,5 г муки и тщательно перемешивают стеклянной палочкой. В эту же пробирку вносят пипеткой 5 капель раствора Люголя и повторно перемешивают, в результате суспензия приобретает сине-фиолетовую окраску. Через 1 мин из пробирки на предметное стекло переносят 1–2 капли суспензии и микроскопируют. На препарате будут видны зёрна крахмала, окрашенные в сине-фиолетовый цвет.

Крахмальные зёрна разных видов растений зарисовывают, сравнивают их форму и размеры.

РАБОТА 5. ФЛУОРЕСЦЕНЦИЯ ХЛОРОФИЛЛА

Цель работы: изучить флуоресценцию фотопигмента растений — хлорофилла.

Материалы и оборудование. Листья крапивы (свежие или сухие), живые листья элодеи, этиловый спирт, фарфоровые ступки, бумажные фильтры, чёрная бумага, штатив с пробирками, воронки, микроскоп с осветителем и фильтрами.

Пояснение к работе. Первичный синтез углеводов в растении (фотосинтез) основан на преобразовании энергии света в химическую энергию органических соединений. Он осуществляется с участием фотопигмента растений — хлорофилла. При поглощении кванта света молекула хлорофилла переходит в состояние электронного возбуждения. Переход хлорофилла в исходное (неактивное) состояние сопровождается его флуоресценцией, которая наблюдается в красной части спектра.

Ход работы. Флуоресценцию хлорофилла можно наблюдать как в растворе, так и в живом растении. Для получения спиртовой вытяжки хлорофилла используют сухой или сырой растительный материал, например листья крапивы. Приблизительно 1 г сухих листьев растирают в фарфоровой ступке и заливают 15–20 мл этилового спирта, настаивают в течение 10–15 мин и фильтруют в пробирку через бумажный фильтр. Если вытяжку готовят из свежих листьев, то 3–4 г мелко нарезанных листьев растирают в ступке и готовят спиртовую вытяжку описанным способом.

Полученная спиртовая вытяжка в проходящем свете имеет тёмно-зелёный цвет. Если за пробирку с вытяжкой хлорофилла поместить черную бумагу или какой-нибудь темный предмет (то есть рассматривать вытяжку в отраженном свете), то она будет тёмно-красного цвета. Следовательно, хлорофилл обладает способностью к флуоресценции: поглощая световые лучи, он отражает их с изменённой длиной волны.

Флуоресценцию хлорофилла можно наблюдать и в живом растении. Для этого лист водного растения элодеи помещают на предметный столик микроскопа и освещают сине-фиолетовыми лучами. Под действием света зелёные пластиды листа начинают светиться красным светом.

ГЛАВА 4. ФЕРМЕНТЫ, ВИТАМИНЫ, ГОРМОНЫ И ФИТОНЦИДЫ

РАБОТА 1. ФЕРМЕНТЫ ДЕГИДРОГЕНАЗЫ ДРОЖЖЕЙ (1 ч)

Цель работы: изучить активность ферментов-дегидрогеназ и восстановительную способность дрожжевых клеток.

Материалы и оборудование. Дрожжи прессованные, 5%-ный раствор сахарозы, раствор метиленовой сини, штатив с пробирками, водяная баня, термометр.

Пояснение к работе. Дрожжи обладают сильной восстановительной способностью, которая обусловлена ферментами дегидрогеназами, находящимися в клетках этих грибов. При спиртовом брожении, возбуждаемом дрожжами, активированный дегидрогеназами водород присоединяется к уксусному альдегиду (акцептору водорода) и переводит его в этиловый спирт. В качестве акцептора водорода в опыте используют метиленовую синь, которая при восстановлении обесцвечивается.

Ход работы. Берут 5 г прессованных дрожжей, добавляют 100 мл 5%-ного раствора сахарозы, перемешивают и полученной взвесью наполняют на 3/4 две пробирки. Содержимое одной пробирки кипятят в течение 5 мин для разрушения ферментов (контроль). После охлаждения контрольной пробирки в обе пробирки добавляют по 2–3 капли метиленовой сини (акцептор водорода). Пробирки этикетировывают и помещают на 20–30 мин на водяную баню при температуре 45°C.

Метиленовая синь в опытной пробирке под влиянием водорода, активированного дегидрогеназами дрожжей, обесцвечивается. Эта реакция обратима: при встряхивании пробирки её содержимое вновь становится ярко-голубого цвета: метиленовая синь окисляется кислородом воздуха. В контрольной пробирке, где дегидрогеназы были разрушены кипячением, метиленовая синь не восстанавливается и жидкость сохраняет ярко-голубую окраску.

РАБОТА 2. ФЕРМЕНТ УРЕАЗА СОЕВЫХ БОБОВ (1 ч)

Цель работы: изучить активность фермента уреазы, содержащегося в плодах сои.

Материалы и оборудование. Соевая мука, 2%-ный раствор мочевины, раствор фенолфталеина, дистиллированная вода, водяная баня, термометр.

Пояснение к работе. Фермент уреазы относится к классу гидролаз. Уреаза активирует расщепление конечного продукта азотного обмена животных и человека — мочевины — на аммиак и угольную кислоту. При этом реакция раствора становится щелочной, что можно обнаружить с помощью индикатора фенолфталеина.

Ход работы. Наберите в пробирку 1,5 мл соевой муки, содержащей фермент уреазу, добавьте в неё 3 мл раствора мочевины и 3 капли раствора фенолфталеина. Нагрейте пробирку на водяной бане (25–30°C) или рукой. Через 5 мин наблюдайте изменение окраски раствора. Объясните явление и напишите реакцию гидролиза мочевины. Поставьте аналогичный опыт без нагревания и сравните результаты.

РАБОТА 3. ФЕРМЕНТ САХАРАЗА ДРОЖЖЕЙ (1 Ч)

Цель работы: изучить активность фермента сахаразы (инвертазы), содержащегося в клетках дрожжей.

Материалы и оборудование. Дрожжи прессованные, 0,5% -ный раствор сахарозы, аммиачный раствор AgOH, штатив с пробирками, фарфоровая ступка, дистиллированная вода, водяная баня, термометр.

Пояснение к работе. В дрожжевых клетках содержится фермент сахараза из класса гидролаз. Этот фермент ускоряет реакцию гидролиза сахарозы до глюкозы и фруктозы. Качественные реакции на эти моносахариды служат доказательством активности фермента сахаразы.

Ход работы. Разотрите 0,5 г дрожжей в ступке с небольшим количеством кварцевого песка, добавьте 3 мл воды, нагретой до 40°C, и снова разотрите. При этом фермент сахараза переходит в раствор. Профильтруйте раствор через складчатый фильтр.

В две пробирки налейте по 0,5 мл раствора сахарозы, добавьте в одну пробирку 5 капель дрожжевого экстракта и поставьте обе пробирки на 15 мин в термостат (40°C) или вблизи источника тепла.

В пробирке с дрожжевым экстрактом в результате распада сахарозы под действием фермента появятся моносахариды — глюкоза и фруктоза. Моносахариды можно обнаружить по реакции серебряного зеркала с аммиачным раствором AgOH или по цветным качественным реакциям (см. раздел «Углеводы»). В контрольной пробирке (без дрожжевого экстракта) этих реакций не будет.

РАБОТА 4. ФЕРМЕНТ АМИЛАЗА ЯЧМЕННОГО СОЛОДА

Цель работы: изучить активность фермента амилазы, содержащейся в клетках высушенных проростков ячменя (в солоде).

Материалы и оборудование. Зёрна ячменя, крахмал, раствор Люголя (аптечная форма — KI + I₂), вода дистиллированная, фарфоровая ступка, штатив с пробирками, мерный цилиндр на 10 мл, пипетка на 1 мл, спиртовка, бумажные фильтры.

Пояснение к работе. Амилаза — это фермент, расщепляющий крахмал до дисахарида мальтозы. Крахмал и промежуточные продукты его распада (декстрины) дают различные цветные реакции с раствором йода. Мальтоза даёт качественные реакции, описанные в разделе «Углеводы».

Ход работы. Прорастить зёрна ячменя и высушить их. Растереть в ступке чайную ложку полученного таким образом солода, добавить несколько капель глицерина и 15–20 мл тёплой воды (40–45°C). Смесь хорошо размешать, настаивать 30 мин, затем отфильтровать через складчатый фильтр. Фильтрат содержит активную амилазу.

Пока вытяжка настаивается, берут 10 пробирок, в каждую наливают по 10 мл воды и по 3 капли раствора Люголя. Затем готовят 2% -ный крахмальный клейстер. Для этого отвешивают 1 г крахмала, высыпают в стаканчик, добавляют 10 мл воды и тщательно размешивают. В колбу наливают 40 мл воды, нагревают

до кипения на спиртовке, выливают в неё содержимое стаканчика, взбалтывают и дают раствору ещё раз закипеть.

В пробирку наливают мерным цилиндром 10 мл крахмального клейстера и прибавляют 1 мл солодовой вытяжки. Содержимое пробирки хорошо перемешивают; в ней идёт гидролиз крахмала, активированный ферментом амилазой, содержащейся в вытяжке. Из этой пробирки пипеткой через каждые 5 мин берут 3 капли гидролизата и вносят его в очередную пробирку с раствором Люголя. Перед взятием пробы пипетку промывают водой.

В первых пробирках будет синее окрашивание, затем по мере гидролиза крахмала окраска будет меняться от фиолетовой до тёмно-вишневой. Конечный продукт гидролиза — мальтозу — можно обнаружить по цветным реакциям, описанным в разделе «Углеводы».

РАБОТА 5. ОПРЕДЕЛЕНИЕ АСКОРБИНОВОЙ КИСЛОТЫ (ВИТАМИНА С)

Цель работы: определить содержание аскорбиновой кислоты в растениях.

Материалы и оборудование. Весы технические, ступки фарфоровые, кварцевый песок, мерные колбы на 100 мл, колбы конические на 50 мл, бюретка для титрования, воронки, стеклянные палочки, бумажные фильтры.

Реактивы. 1%-ный раствор HCl, 1%-ная щавелевая кислота, 0,001 н. раствор краски Тильманса (2,6-дихлорфенолиндофенол).

Пояснение к работе. Метод основан на редуцирующих свойствах аскорбиновой кислоты, под действием которой краска Тильманса (2,6-дихлорфенолиндофенол), имеющая синюю окраску, восстанавливается в бесцветное соединение. По количеству краски, затраченной на титрование, рассчитывают содержание аскорбиновой кислоты.

Ход работы. Навеску исследуемого материала (10–20 г) измельчают, переносят в ступку с небольшим количеством кварцевого песка, заливают 20 мл 1%-ного раствора HCl и растирают до однородной массы. Процесс растирания не должен длиться более 10 мин. Полученную массу сливают из ступки через стеклянную палочку и воронку в мерную колбу на 100 мл. Ступку ополаскивают несколько раз 1%-ной щавелевой кислотой, которую выливают в ту же колбу. Содержимое колбы доводят до метки 1%-ной щавелевой кислотой и закрывают её пробкой, сильно встряхивают и оставляют стоять около 5 мин. Затем содержимое колбы выливают на сухой фильтр и отфильтровывают часть экстракта (около 50 мл) в сухую колбу.

Из полученного фильтрата берут пипеткой две параллельные пробы по 10–20 мл, переносят в конические колбы на 50 мл и титруют 0,001 н. раствором краски Тильманса до появления ясно-розового окрашивания, не исчезающего в течение 0,5–1 мин.

В работе необходимо учитывать восстанавливающую способность смеси соляной и щавелевой кислот (в соотношении 1:4). Для этого две порции смеси кислот по 100 мл титруют той же краской до ясно-розового окрашивания. Полученную поправку вычитают из данных титрования опытных растворов.

Вычисление результатов. Содержание аскорбиновой кислоты в растениях обычно выражают в миллиграммах на 100 г исследуемого материала (в мг%) и вычисляют по формуле

$$X = \frac{(a - b)T \cdot 100 \cdot 100}{v \cdot n},$$

где X — содержание аскорбиновой кислоты, мг%; a — количество миллилитров краски, пошедшее на титрование исследуемого раствора; b — количество миллилитров краски, пошедшее на титрование смеси кислот; T — титр краски Тильманса, равен 0,1; v — количество вытяжки, взятое для титрования, мл; n — навеска исследуемого материала, г.

РАБОТА 6. КАЧЕСТВЕННЫЕ РЕАКЦИИ НА ГОРМОН ИНСУЛИН

Цель работы: ознакомиться с методикой постановки качественных цветных реакций на гормон инсулин.

Оборудование. Штативы с пробирками, капельницы, спиртовки.

Реактивы. Раствор инсулина (в ампулах), 10% -ный раствор NaOH, 1% -ный раствор CuSO_4 , 0,5% -ный раствор NaNO_2 , 0,5% -ный раствор $\text{Pb}(\text{CH}_3\text{COO})_2$, HNO_3 (конц.).

Пояснение к работе. Гормон поджелудочной железы животных и человека инсулин по своему химическому строению является полипептидом. Поэтому для него характерны качественные реакции, описанные в разделе «Белки».

Ход работы.

1. *Биуретовая реакция.* Наберите в пробирку 10 капель раствора инсулина, добавьте 5 капель 10% -ного раствора NaOH и 2 капли 1% -ного раствора CuSO_4 . Отметьте появление сине-фиолетовой окраски.

2. *Ксантопротеиновая реакция.* Наберите в пробирку 10 капель концентрированной HNO_3 , наклоните пробирку и осторожно прилейте 10 капель инсулина по стенке пробирки. Отметьте появление жёлтого осадка. Нагрейте пробирку на спиртовке, отметьте оранжевый цвет содержимого пробирки.

3. *Реакция Фоя.* Наберите в пробирку 5 капель 0,5% -ного раствора $\text{Pb}(\text{CH}_3\text{COO})_2$, добавьте 10% -ный раствор NaOH до растворения осадка гидрооксида свинца. Прилейте 10 капель инсулина и нагрейте пробирку на спиртовке. Отметьте появление тёмно-вишневой окраски.

Объясните, почему инсулин даёт реакции с азотной кислотой и ацетатом свинца?

РАБОТА 7. ВЛИЯНИЕ ФИТОНЦИДОВ НА ПРОСТЕЙШИХ

Цель работы: ознакомиться с влиянием фитонцидов на жизнедеятельность одноклеточных животных — простейших.

Материалы и оборудование. Чашки Петри или часовые стекла, луковица чеснока или репчатого лука, свежие листья смородины, дуба или черёмухи, кожура лимона, апельсина или мандарина, корневище хрена, листья хризантемы, хвоя сосны или туи, культура простейших (амёб, эвглен, инфузорий и др.), тёрка, микроскоп.

Ход работы. Изучите под микроскопом (увеличение 80–100×) поведение простейших до проведения опыта. Затем нанесите каплю с культурой простейших на

внутреннюю поверхность крышки чашки Петри или на вогнутую поверхность часового стекла. Измельчите на тёрке 1 зубчик чеснока и полученную кашицу перенесите на дно чашки Петри или на второе часовое стекло. Закройте чашку Петри (или накройте второе часовое стекло первым) так, чтобы капля с простейшими оказалась висящей над измельчённым чесноком — в среде, насыщенной его фитонцидами. Для контроля поместите каплю культуры с простейшими в чашку без фитонцидных растений.

Через каждые 5 мин проводите микроскопирование капли воды с простейшими, отмечая изменения в их поведении. Под воздействием фитонцидов их движения вначале замедлятся, а позднее прекратятся. Длительное пребывание простейших в среде, насыщенной фитонцидами, приведёт к их гибели.

Повторите опыт с другими растениями, богатыми фитонцидами. Сравните и объясните полученные результаты. Напишите известные вам химические формулы фитонцидов.

ОТВЕТЫ НА ТЕСТЫ

Биогенные химические элементы

- 1) 1а, в, д, е, з, и, м; 2б, ж, к, л; 3г;
- 2) 1а, б; 2б;
- 3) б, г, е;
- 4) б, а, в;
- 5) а, д;
- 6) в, д;
- 7) а, г;
- 8) в, б, г, а;
- 9) 1б, в; 2б; 3а; 4в; 5г;
- 10) г;
- 11) г;
- 12) 1е, 2б, 3ж, 4в, 5а.

Углеводы

- 1) 1в, е; 2б, г; 3а, д, ж;
- 2) в, г;
- 3) 1а, в, д, е, ж; 2б, г, з;
- 4) 1а, в, г, д, ж; 2б, е;
- 5) 1б, в, е; 2а, г, д;
- 6) 1б, в, д, ж, з, к; 2г, з, и, к; 3а, г, е, з, и, к;
- 7) б, в, г, д, а;
- 8) 1б, в, ж; 2в;
- 9) 1б, 2б, 3а, 4б, 5в;
- 10) 1д, 2а.

Аминокислоты и белки

- 1) б, в;
- 2) 1б, д; 2в, г;
- 3) б, г, е, ж;
- 4) 1б, д; 2а, в, г;
- 5) д, в, б, а, г;
- 6) 1ж; 2е, з; 3г; 4в; 5д; 6б; 7а;
- 7) 1б, в, д; 2в;
- 8) 1б, е; 2в; 3д; 4г; 5а;

Нуклеиновые кислоты

- 1) б, в, е;
- 2) 1а, в; 2б, г, д;
- 3) 1а, в, г, д; 2а, б, в, г;
- 4) 1б, д; 2а; 3г; 4в; 5а;
- 5) 1в, 2а, 3б;
- 6) 1а, в; 2б, г, д;
- 7) б, д;

Липиды, ферменты, витамины

- 1) 1а, б, д; 2в, д; 3в, г; 4в, г;
- 2) 1б, 2д;
- 3) 1а, г, д; 2б, в;
- 4) 1б, г; 2а, в, д; 3е, ж;
- 5) б;
- 6) 1д; 2г; 3а, в; 4а; 5б;
- 7) б, в;
- 8) 1и, 2з, 3е, 4б, 5в, 6г, 7ж, 8д, 9а.

Гормоны, антибиотические вещества, аттрактанты и феромоны

- 1) 1а, б, г, е; 2в, д, ж;
- 2) 1в, 2а, 3б, 4в;
- 3) 1б, г, е; 2а, в, д;
- 4) 1б, в, д; 2а, г;
- 5) 1в, 2а, 3б, 4г, д, 5е;
- 6) 1в, 2г, 3а, 4г, 5б;
- 7) 1е, 2г, 3в, 4б, 5е, 6д, 7ж, 8а;
- 8) 1а, в; 2а; 3б, в;
- 9) б;
- 10) б.

Вода, обмен веществ и его регуляция

- 1) 1б, г, д; 2а, в, е;
- 2) 1а, в, д, е; 2б, г, ж;
- 3) 1а, в, д; 2б;
- 4) г, а, в, б;
- 5) в, б, а, г;
- 6) в, б, а, г;
- 7) г;
- 8) а, б, в, г, е;
- 9) в, д;
- 10) 1а, г, е; 2б, в, д;
- 11) б, г, д, ж.

Биологическая химия как основа биотехнологических процессов

- 1) 1а, в, 2ж, 3а, 4б, 5е, 6г, 7б, 8д;
- 2) 1г, 2д, 3б, 4е, 5б, 6г, 7г, 8в, 9в;
- 3) 3, 4, 5;
- 4) 1в, 2б, 3а;
- 5) 1, 3, 5.

ПРИЛОЖЕНИЕ

ПРОГРАММА ЭЛЕКТИВНОГО КУРСА «БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХИМИЯ»

Биологическая химия — это наука о качественном составе, количественном содержании и преобразованиях химических соединений в биологических системах. Биологическая химия приобретает все большее основополагающее значение в биологии, так как проникновение в сущность жизненных явлений, управление жизнедеятельностью организма человека, животных, растений и микроорганизмов достигается только на основе раскрытия всего многообразия строения, свойств и превращений химических соединений, из которых состоит всё живое.

В настоящее время достижения биологической химии являются фундаментом для решения многих теоретических вопросов в биологии, а также актуальных проблем медицины, животноводства, растениеводства, биотехнологии, экологии и других отраслей науки и производства.

Предлагаемый курс нацелен на формирование у обучающихся системных знаний о строении химических соединений и их превращениях, лежащих в основе жизнедеятельности организма, понимания единства и многообразия процессов обмена веществ — важнейшего свойства всего живого. Он также призван сформировать у обучающихся представления о механизмах регуляции процессов жизнедеятельности на молекулярном и клеточном уровне.

Задачи теоретических занятий:

- сформировать представление о базовых принципах строения биоорганических соединений и описать взаимозависимость между их структурой и биологическими функциями;
- изложить основные пути обмена веществ в живых организмах с особым вниманием к вопросам регуляции биохимических процессов на молекулярном и клеточном уровнях организации живой материи;
- показать основные направления использования достижений биохимии в практической деятельности человека.

Задачи практических занятий:

- обучить учащихся технике безопасности при подготовке и анализе биологических проб, при работе с лабораторным оборудованием;
- привить базовые навыки манипуляций при выполнении биохимических анализов;
- привить умение проводить элементарные подготовительные и химико-аналитические процедуры с биологическими пробами.

Решить эти задачи на основе существующих базовых программ средней школы не представляется возможным, в то время как их актуальность для профильного химико-биологического образовательного учреждения очевидна. Сложившееся противоречие нуждается в преодолении, а овладение обучающимися основами биологической химии целесообразно начинать уже в средней школе.

* * *

Программа носит интегрированный характер. На основе объединения знаний обучающихся по биологии и химии она углубляет и расширяет их представления о роли химических веществ и процессов в биологических системах разных уров-

ней организации. Современные научные открытия совершаются на стыке наук, в частности на стыке биологии и химии. Для понимания сложнейших биологических процессов, происходящих на уровне клетки, организма, экосистемы и биосферы, весьма важны знания в области химии.

Программа содержит введение, 4 раздела и заключение. Разделы программы:

- «Важнейшие биогенные элементы и их роль в организме»;
- «Биоорганические соединения»;
- «Вода и ее роль в биологических системах»;
- «Обмен веществ, энергии и информации в биологических системах».

Содержание программы выстроено в названной логике, что позволяет более продуктивно использовать имеющуюся базу знаний обучающихся по биологии и химии, осуществляя межпредметные связи, интеграцию знаний.

Раздел «Введение» актуализирует знания обучающихся о роли химических элементов в биологических системах, знакомит с содержанием программы и перспективой самостоятельной деятельности в рамках программы.

Первый раздел, объемом 4 ч — «Важнейшие биогенные элементы и их роль в организме» — рассматривает роль углерода, кислорода, водорода, азота, фосфора, серы, других неметаллов и металлов, являющихся биогенными элементами.

Второй раздел, «Биоорганические соединения», занимает наибольший объем (22 ч) и объединяет информацию об углеводах, белках и аминокислотах, нуклеиновых кислотах, липидах, ферментах, гормонах, витаминах, антибиотиках, феромонах, аттрактантах, фитонцидах.

Третий раздел программы элективного курса, объемом 3 ч, посвящен воде и ее роли в живой природе. Вода рассматривается и как внешняя среда обитания организмов, и как составляющая внутренней среды, а также как растворитель, терморегулятор и участник биохимических реакций.

Четвертый, заключительный раздел, объемом 4 ч, посвящен сравнительному обзору обмена веществ, энергии и информации на уровне клетки, организма, популяции, биоценоза и экосистемы.

Заключение дает возможность подвести итоги, оценить достижения обучающихся.

Каждый раздел программы предусматривает теоретические и практические занятия. Практические работы, лабораторные работы, предусмотренные программой, составляют 16 ч, удачно дополняя курсы биологии и химии. Работы практического характера не требуют сложного оборудования, поэтому вполне могут проводиться на базе кабинетов биологии или химии.

Программа предусматривает значительную долю самостоятельной работы обучающихся, сделавших выбор образовательного учреждения и дальнейшего образовательного маршрута, связанного с получением среднего специального или высшего образования. Предполагается организация поисковой деятельности обучающихся по сбору информации, ее анализу, интерпретации. Используются различные источники информации, в качестве основного — учебное пособие «Биологическая химия», которое наиболее адекватно по содержанию программе названного курса.

ПРИМЕРНЫЙ УЧЕБНО-ТЕМАТИЧЕСКИЙ ПЛАН

№	Разделы программы	Всего часов	В том числе		Формы контроля
			теория	практика	
1	Введение. Роль химических элементов в биологических системах	1	1		Педагогическое наблюдение
2	Важнейшие биогенные элементы и их роль в организме	5	4	1	Анализ результатов поиска информации
	2.1. Углерод, кислород, водород	1	1		
	2.2. Азот, фосфор, сера	1	1		
	2.3. Селен, бор, кремний и др.		1		
	2.4. Металлы — биогенные элементы	1	1		
	2.5. Практическая работа. Микрхимический анализ золы растений	1		1	
3	Биоорганические соединения	22	13	9	Анализ результатов практических работ
	3.1. Углеводы	5	2	3	
	3.2. Белки, аминокислоты	4	2	2	
	3.3. Нуклеиновые кислоты	2	2		
	3.4. Липиды	2	2		
	3.5. Ферменты	3	1	2	
	3.6. Гормоны	2	1	1	
	3.7. Витамины	1	1		
	3.8. Антибиотики, феромоны, аттрактанты	1	1		
	3.9. Фитонциды	2	1	1	
4	Вода и ее роль в биологических системах	3	1	2	Собеседование
	4.1. Вода как среда обитания	1	1		
	4.2. Вода — растворитель	1		1	
	4.3. Вода — терморегулятор	1		1	
5	Обмен веществ, энергии и информации в биологических системах	4	2	2	Педагогическое наблюдение
	5.1. Обменные процессы в клетке	1		1	
	5.2. Обменные процессы в организме	1		1	
	5.3. Обменные процессы в популяции и биоценозе	1	1		
	5.4. Обменные процессы в экосистеме	1	1		
6	Заключение	1		1	Оценка проектов
7	ИТОГО	36	21	15	

СОДЕРЖАНИЕ ПРОГРАММЫ

1. Введение (1 ч).

Роль химических элементов в биологических системах. Макроэлементы, микроэлементы и ультрамикроэлементы. Знакомство с содержанием программы. Выбор тем проектов.

2. Важнейшие биогенные элементы и их роль в организме (5 ч).

Углерод, кислород, водород — наиболее распространенные биогенные элементы. Азот, фосфор, сера — характерные биогенные элементы белковых структур. Селен, бор, кремний, фтор, хлор, бром, йод — ценные микроэлементы, необходимые для организмов. Металлы как биогенные элементы: железо, кальций, натрий, калий, магний и др.

Практические работы.

1. Микрохимический анализ золы растений.

3. Биоорганические соединения (22 ч).

Углеводы, их биологическая и химическая характеристика, разнообразие и значение. Хлорофилл, фотосинтез и хемосинтез.

Белки и аминокислоты, их элементарный состав, структура, функции. Разнообразие аминокислот и белков.

Нуклеиновые кислоты, их химический состав, свойства и значение. Синтез нуклеиновых кислот.

Липиды, их химический состав, строение и значение простых и сложных липидов.

Ферменты, особенности их строения и значение, свойства и классификация.

Гормоны, их характеристика и классификация. Гормоны — биорегуляторы физиологических процессов.

Витамины — биорегуляторы обмена веществ, их разнообразие, структура и свойства.

Антибиотики, феромоны и аттрактанты, их химическая природа и биологическая роль. Химическая коммуникация в природе.

Фитонциды, их многообразие и значение в природе.

Практические работы (по выбору).

1. Цветные качественные реакции на сахараиды.

2. Защитное действие сахарозы на цитоплазму клетки.

3. Защитное действие сахарозы на белки растительной клетки.

4. Флуоресценция хлорофилла.

5. Микрохимическое обнаружение крахмала.

6. Цветные качественные реакции на белки и аминокислоты.

7. Щелочной гидролиз белка.

8. Качественные реакции на гормон инсулин.

9. Действие фитонцидов на простейших.

10. Ферменты дегидрогеназы дрожжей.

11. Фермент уреазы соевых бобов.

4. Вода, ее роль в живой природе (3 ч).

Вода как среда обитания, ее состав, свойства и влияние на организмы. Роль воды в обменных процессах, превращения воды. Свойства воды, ее значение в терморегуляции.

Практические работы.

1. Вода как растворитель.

2. Вода как терморегулятор.

5. Обмен веществ, энергии и информации в биологических системах (4 ч).

Обмен веществ на уровне клетки, особенности обменных процессов на уровне организма, популяции, экосистемы.

Практические работы.

1. Обменные процессы в клетке.

2. Обменные процессы в организме.

Заключение (1 ч).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Авдеева, Л. В.* Биохимия / Л. В. Авдеева, Т. Л. Алейникова, Л. Е. Андрианова. — М. : ГЭОТАР-МЕД, 2013. — 768 с.
2. *Бокуть, С. Б.* Биохимия филогенеза и онтогенеза / С. Б. Бокуть, А. А. Чиркин, Е. О. Данченко ; под общ. ред. А. А. Чиркина. — М. : НИЦ ИНФРА-М : Нов. знание, 2012. — 288 с.
3. *Бородин, А. П.* Биохимия животных / А. П. Бородин. — СПб. : Лань, 2015. — 384 с.
4. *Грандберг, И. И.* Органическая химия / И. И. Грандберг, Н. В. Намм. — СПб. : Лань, 2019. — 608 с.
5. *Димитриев, А. Д.* Биохимия / А. Д. Димитриев, Е. Д. Амбросьева. — М. : Дашков и К, 2013. — 168 с.
6. *Ершов, Ю. А.* Биохимия человека / Ю. А. Ершов. — Люберцы : Юрайт, 2016. — 374 с.
7. *Капилевич, Л. В.* Биохимия человека / Л. В. Капилевич, Е. Ю. Дьякова, Е. В. Кошельская. — Люберцы : Юрайт, 2016. — 151 с.
8. *Кольман, Я.* Наглядная биохимия / Я. Кольман. — М. : Бином. Лаборатория знаний, 2011. — 469 с.
9. *Конопатов, Ю. В.* Биохимия животных / Ю. В. Конопатов, С. В. Васильева. — СПб. : Лань, 2015. — 384 с.
10. *Новиков, Н. Н.* Биохимия растений / Н. Н. Новиков. — М. : Ленанд, 2014. — 680 с.
11. *Рогожин, В. В.* Биохимия сельскохозяйственной продукции / В. В. Рогожин. — СПб. : Гиорд, 2014. — 544 с.

УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ

А

6-аминопенициллиновая кислота (6-АПК) 178
абсцизовая кислота 170, 172
агар-агар 65, 81
аденин 129, 136, 137
аденозиндифосфорная кислота (АДФ) 34, 35, 84, 249
аденозинмонофосфорная кислота (АМФ) 34, 35, 137
аденозинтрифосфорная кислота (АТФ) 29, 32, 34, 35, 49, 69, 84–87, 93, 100, 122, 125, 137, 151, 206, 207, 211, 220, 243, 249, 252, 253
адреналин 95, 112, 125, 166, 181, 211, 216, 250
адренокортикотропный гормон (АКТГ) 144, 163
азидотимидин 138
азотистые основания 28, 125, 127, 129, 131, 136, 137, 146, 181, 184, 219, 250
активаторы ферментов 54, 149
актин 122
алкалоз 32
алкалоиды 146, 184, 185
алкилфосфаты 34
аллицин 185
альдолаза 97, 151
альдостерон 163, 216
амилаза 47, 50, 75, 94, 150–152, 261, 287, 288
амилоза 72–75, 77, 94
амилопектин 72, 74–77, 94
аминоацил-тРНК-синтетазы 223
аминокислоты 28, 30, 36, 44, 51, 54, 55, 70, 88, 106–117, 119, 123–125, 135, 144, 146, 163, 165, 166, 173, 175, 180, 182, 189, 191, 192, 200, 212, 218, 223–227, 250, 260, 261, 262, 272, 280
аминокислоты незаменимые 55, 112, 260–262
аминомасляная кислота 191
аминосахариды 70
амплификация ДНК 235
анабазин 184
анаболизм 240
анатоксины 183, 263
анаэробные дегидрогеназы 150
анаэробы 25, 89
андрогены 162
антибиотики-гликозиды 67, 179, 180
антигены 81, 120, 183, 187, 189, 190, 236, 263
антидиуретический гормон (АДГ) 165
антикодон 224, 225
антоцианы 194, 283
апофермент 148
арахидоновая кислота 144
аргинин 111, 112, 224, 225
аскорбиновая кислота 32, 58, 159, 263, 264, 288
ассимиляция 22, 32, 51, 65, 82, 85, 91–93, 164, 240, 241, 243, 247
аттрактанты 191, 195, 196, 294
ауксины 39, 46, 170–173
ацетилхолин 250
ацидоз 32
ацикловир 138

аэробные дегидрогеназы 93, 150
аэробы 89

Б

бактериохлорофиллы 84, 90
белки неполноценные 113
белки простые 148
белки сложные 107, 108, 114, 123, 148, 213
белки структурные 106–108, 123, 124
белки транспортные 29, 106, 121, 122
белки-рецепторы 106, 121, 165, 252
белки-токсины 121
белковая инженерия 6, 234, 235, 236
белковая недостаточность 113
биогенные элементы 17, 20–23, 32, 33, 38, 43, 46, 51, 106, 240, 241, 278
биогеохимические провинции 12, 14
биологическая фиксация азота 28, 265
бомбикол 195
борнеол 193
ботулинический токсин 183, 263
брассиностероиды 173
брожение 22, 91, 93, 94, 98, 102–104, 150, 257, 258, 259, 286
брожение маслянокислое 102, 104
брожение молочнокислое 71, 102
брожение пропионовокислое 102, 103
брожение спиртовое 102, 104, 150, 257, 258, 286
бронзовая болезнь 163

В

вазопрессин 363, 120, 163, 165, 216
валин 110, 112, 113, 116, 205, 224, 225, 260
ванилин 153, 193
витамины 157
вода связанная 205, 206, 209, 210
вода экзогенная 202
вода эндогенная 143, 202
водородные связи 33, 78, 114–116, 129, 131, 203, 205, 206
водородный показатель 32
водород-радикал 208
воды ион-радикал 208
воски 140, 141, 144, 145

Г

Вt-гены 273
Δ-гексенал 186
галогены 36, 40
гексозы 64, 65, 69, 97, 98, 100, 102
гем 44, 45, 83, 122
гемоглобин 23, 26, 27, 29, 30, 44, 45, 57, 107, 108, 113, 115, 118, 121, 213, 215, 216
гемоглобин S 113
гемоцианины 26, 46, 107, 108, 121
генетическая инженерия 6, 186, 234, 235, 258, 266, 269, 270, 272–275
генетический код 180, 224, 225, 226, 244
генная терапия 235
генно-инженерные вакцины 236, 271, 275
гены-операторы 246, 247
гены-регуляторы 246, 247
гепарин 36, 69, 79, 80

гераниол 192
 гетерополисахариды 72, 79, 80
 гиалуронидаза 80, 156
 гиалуроновая кислота 69, 79, 80, 156, 165
 гиббереллины 170–173
 гидрокарбонат-ион 23
 гидрокарбонатная буферная система 23
 гидрокортизон 163, 168
 гидроксил-радикал 67, 84, 207, 208
 гидроксония катион 208
 гидролазы 94, 150, 151, 188, 207, 247, 286, 287
 гидрофобная гидратация 205
 гидрофобные взаимодействия 205
 гипертиреоз 167
 гистидин 110–112, 116, 224
 гистоны 120, 253
 гликогенолиз 95
 гликозидная связь 67, 70, 71, 73, 74, 76, 78, 80, 94, 184, 188
 гликозиды 67, 68, 146, 184, 185, 194
 гликозиды стероидные 67, 185
 гликопротеины 81, 108, 109, 123, 178, 188
 глицериновый альдегид 64, 87
 глицин 110, 112, 116, 123, 135, 191, 224, 225
 глутаминовая кислота 110, 112, 113, 116, 155, 191, 224, 260
 глутатион 191
 глюкагон 77, 95, 120, 163, 165
 глюкоза 22, 56, 62–65, 68–70, 72, 74, 77, 80, 87, 88, 95, 98, 102, 123, 144, 146, 163–166, 185, 212, 215, 216, 242–244, 247, 259, 264, 282, 287
 глюконовая кислота 64, 68, 259, 282
 гомополисахариды 72
 гонадотропные гормоны 162
 гормон роста 46, 120, 163, 165, 168
 гормональные лекарственные средства 167, 168
 гормоны 21, 36, 42, 46, 47, 94, 95, 112, 120, 121, 125, 137, 144, 145, 161–176, 211, 216, 245, 248, 251–253, 275, 286, 289, 294, 296
 гормоны пептидные 36, 161, 163, 165, 166, 168, 251–253
 гормоны стероидные 121, 145, 161–163, 168, 251, 252
 грамицидин S 109, 180
 гуанин 136, 137, 172

Д

дезоксирибоза 62, 64, 67, 127, 128
 дезоксирибонуклеиновые кислоты (ДНК) 67, 127
 денатурация белка 50, 119, 284
 дигидролипоевая кислота 37
 диоксиацетон 64, 88
 дисахариды 47, 70–72, 121, 152, 179, 209, 282
 диссимилиация 50, 82, 240, 241, 243
 ДНК-лигазы 151, 222, 234, 267, 269
 ДНК-полимеразы 48, 128, 222, 229, 267, 269
 дыхание 11, 22, 25, 32, 39, 42, 46, 48, 55, 82, 93, 98, 100, 102, 122, 150, 168, 184, 201, 243

Ж

железодефицитная анемия 45, 46, 48
 желчные кислоты 33, 145, 216
 жирные кислоты высшие 140, 141, 144, 165

жирные кислоты незаменимые 144, 167
жиры 125, 140–145, 157, 202

И

α -ионон 193
изолейцин 110, 112, 116, 175, 224, 260
изомеразы 150, 151
иммунные сыворотки 189, 190
иммуноглобулины 108, 120, 155, 183, 189
ингибиторы ферментов 170, 172
инсулин 36, 47, 56, 57, 77, 107, 108, 118, 120, 132, 144, 163–165, 168, 275, 289
интерфероны 120, 132, 189, 236, 270, 273, 274
интроны 220, 231, 232
инулин 65, 72, 75, 76, 94, 95, 258
информационные РНК 122, 135, 136, 179, 220, 221, 223, 225, 232, 244, 251, 252
ирон 193

К

казеин 108, 125
кальцитонин 163, 165, 168
кальциферол 159, 263
камфора 193
карбамин 23, 213
карбапенемы 179
карбоангидраза 47, 48
карбоксигемоглобин 23
карбоксилазы 87, 104, 151, 158
карбоксипептидаза 47
карбонат-ион 23
каротиноиды 195, 263, 264
каротины 195
катаболизм 240
каталаза 26, 45, 149, 156
катализ кислотный 32, 207
катализ щелочной 207
кератин 115, 123–125, 153, 281
кинетин 172
кислородная недостаточность 30
клиндамицин 42
кодон 224, 225, 227
кокаин 184
коллаген 108, 123, 125
коллоидно-осмотическое давление 79, 122, 212, 213
кольчато-цепная изомерия 66
комплементарность 220, 222, 225
конформация белка 37, 107, 114, 115, 119, 120, 163
кортизон 163
кортикостероиды 144, 163, 168
костная фосфатаза 51, 55
коферменты 84, 137, 150, 158
коэффициент полезного действия фотосинтеза 241
коэффициент специфичности нуклеиновых кислот 132
крахмал 47, 50, 53, 63, 65, 71–73, 75–77, 94, 95, 97, 150, 152, 209, 258, 261, 283, 284, 287, 288, 296
криопротекторы 81, 121, 209
ксантиноксидаза 53
кумарин 186, 193

Л

β -лактамаза 156, 178
 лактоза 62, 65, 71, 72, 94, 125, 242, 247
 ланолин 145
 левомицетин 42, 179, 265
 лейцин 110, 112, 116, 224, 225, 260
 лиазы 150, 151
 лигазы 150, 151, 219, 269
 лизергиновая кислота 181
 лизергиновой кислоты диэтиламид (ЛСД) 181
 лизин 111–113, 116, 192, 224, 260
 лизоцим 114, 120, 188, 189
 лимонная кислота 32, 101, 181, 259
 линалоол 192
 линолевая кислота 140, 141, 144
 липазы 143, 144, 148, 150, 151, 153
 липиды простые 140, 141, 143, 145, 146
 липиды сложные 140, 146, 147
 липопротеины 108, 146

М

макроэлементы 17, 31
 мальтоза 47, 65, 71, 72, 75, 282, 287, 288
 масла 141, 142, 144, 192, 193, 262
 матричный синтез 217–219, 221, 228, 233, 234, 269
 мембранный потенциал клетки 146, 248, 249
 ментол 193
 меркаптаны 37, 38
 метаболизм 47, 173, 238, 253, 259, 266
 металлопротеины 37, 108, 122
 метаногенные бактерии 33, 260
 метгемоглобин 57
 метионин 55, 110, 112, 113, 116, 173, 175, 224, 225, 260, 261
 микоспорины 174
 микотоксины 180
 микроэлементы 14–17, 28, 41, 46, 51, 53, 55, 56, 155, 264
 минорные основания 136
 миоглобин 26, 44, 45, 108, 114, 122
 миозин 122, 123
 моносахариды 39, 63–70, 72, 77, 79, 81, 87, 88, 94–98, 127, 128, 151, 194, 282, 287
 муреин 70, 178, 188

Н

натрий-, калий-зависимая АТФаза 249
 нейромедиаторы 166, 250, 251
 нейротоксины 121, 184
 никотин 184
 никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ) 67, 69, 84–88, 137, 150
 никотиновая кислота 32, 158, 159
 нитратредуктаза 54
 нитритредуктаза 46
 нитрификация 31, 92
 нитрогеназа 28, 29, 54
 норадреналин 166, 181, 250
 нуклеозидтрифосфаты 137, 219, 228
 нуклеопротеины 108, 122, 133, 135, 228, 232, 233

нуклеотиды 6, 64, 127–129, 131, 132, 136–138, 148, 151, 207, 218–225, 227, 235, 267–269

О

обмен веществ общий 169, 238, 240
 обмен веществ промежуточный 238
 обратная транскриптаза 48, 230, 269, 270
 обратная транскрипция 222, 230, 269
 озон 27
 оксигемоглобин 26, 213
 оксид азота (II) 31
 оксидазы 26, 37, 150
 оксидоредуктазы 150
 олеиновая кислота 140, 141, 143, 144

П

пальмитиновая кислота 140, 141, 143
 паратгормон 107, 120, 163, 165
 парниковый эффект 24
 пектиназы 79, 151, 152, 156, 261
 пектиновые вещества 50, 53, 65, 69, 79, 81, 104, 152, 210, 261
 пенициллаза 178, 179, 261
 пенициллин 153, 177–179, 265
 пентозофосфатный цикл 98
 пентозы 64, 65, 98, 216, 282
 пепсин 107, 114, 115, 148
 пептидные связи 47, 109, 113, 116, 117, 180, 280
 пептидогликаны 70
 пероксид водорода 26, 27, 38, 208
 пероксидаза 26, 45, 150
 пиранозы 67
 пиридоксин 158, 159
 пировиноградная кислота 51, 98, 99, 101, 150, 243, 244
 полимеразная цепная реакция (ПЦР) 235, 269
 полипептиды 109, 113–115, 119, 163, 180, 182, 227, 289
 полисахариды 36, 63, 65, 67, 69, 70, 72, 73, 75–81, 88, 94–96, 152, 155, 156, 187, 209, 258, 284
 полифруктозиды 75, 76
 праймер 221, 269
 преобразование энергии 6, 35, 84, 87, 121, 137, 241, 243, 244, 285
 пролин 111, 112, 116, 123, 224, 272, 273
 простагландины 144, 166, 167
 простетическая группа (фермента) 148
 протеины 106

Р

радиолиз воды 27, 207, 208
 радиопротекторы 37, 38, 208
 редуктазы 158
 репарация ДНК 222, 233
 репликация ДНК 134, 221, 222, 233, 252, 270, 274
 ретинол 159
 рибоза 62–64, 67, 68, 127, 128, 146
 рибонуклеиновые кислоты (РНК) 67, 136, 220
 рибосомальные РНК 135, 220, 227, 233, 253
 рибофлавин 158, 159, 263, 264
 рибулозо-1,5-дифосфат 65, 87
 рибулозофосфаткарбоксилаза 151

РНК-полимеразы 48, 128, 219, 220, 221, 269
рутин 159

С

сахараза 70, 151, 287
сахарная кислота 68
сахарный диабет 47, 69, 75, 163, 165, 216
сахароза 62, 63, 65, 70, 71, 72, 76, 146, 209, 211, 242, 257, 282–284, 286, 287, 296
свободная энергия (Гиббса) 11, 82, 87, 242–244
секвенирование ДНК 132, 235, 267
селенистый метил 39
селенонедостаточность 38
сердечные гликозиды 185
серин 110, 112, 116, 191, 224, 225
серотонин 181, 250
серповидная анемия 113, 235
синильная кислота 186
синтетазы 150, 151
соланин 67, 185
соматотропный гормон (СТГ) 120, 163, 165, 275
сорбит 64, 69, 72
спермацет 145
спираль Полинга 115
сплайсинг 136, 221, 232
стеариновая кислота 140, 141
стериды 140, 141, 143, 145, 146, 272
стеролы 145, 161, 185
стрептомицин 179, 180
сульфгидрильная группа 32, 37
супероксид-анион-радикал 27, 37, 208

Т

Вt-токсины 183
терпены 37, 192, 193
тестостерон 162
тиамин 158, 159
тимин 129, 136, 137
тиоспирты 37
тиоэфиры 37
тиреоидные гормоны 167
тиреокальцитонин 165
тиреотропный гормон 167
тирозин 111, 112, 116, 125, 166, 224
тироксин 112, 166, 167, 216
токсин ботулинический 183, 263
токсоиды 183, 263
торибоны 196
транскрипция 121, 135, 136, 179, 220, 222, 227, 229–232, 251, 252, 253, 269
трансляция 33, 120, 223, 225, 227, 229, 231, 232, 252, 253
транспортные РНК 135, 180, 220, 223, 225
трансферазы 150, 151
треонин 110, 112, 116, 224, 260
триглицериды 141, 143, 146
триозофосфатизомераза 97, 151
триозы 64, 66, 87–89, 97
триптофан 111, 112, 171, 223–225, 250, 260, 280
триспорные кислоты 174

тромбин 120
тулипозид 186

У

угарный газ 23, 24, 58
угольная кислота 21, 23, 48, 286
ультрамикроэлементы 17
урацил 137
уреаза 57, 148, 150, 151, 247, 286
уроновые кислоты 69

Ф

3-фосфоглицериновая кислота 65, 87
3-фосфоглицериновый альдегид (ФГА) 87, 258
фенилаланин 110–112, 116, 180, 205, 224, 260
феромонные ловушки 196
феромоны 121, 191, 195, 196, 294, 296
ферритины 44, 122
фибрин 80, 121, 155
фиброин 115, 123, 124
физиологические растворы 161, 212
фитогормоны 39, 95, 170–173, 266
фитонциды 21, 184–186, 273, 286, 289, 290, 294, 296
фитотоксины 184
флавоноиды 194
фосфатиды 146
фосфатная буферная система 34
фосфопротеины 108
фосфорилазы 94, 165
фосфорилирование 34, 69, 84, 96–98, 102, 206, 223
фосфорилирование аминокислот 223
фосфорилирование окислительное 102, 206
фосфорилирование сахаров 69
фосфорилирование фотосинтетическое 84
фосфоролиз полисахаридов 94
фосфотрансферазы 96, 151, 253
фотолиз воды 25, 84, 91, 93, 200, 207
фотосинтез 22, 24, 25, 30, 36, 45, 65, 82, 83, 85, 87–91, 93, 97, 102, 137, 150, 151, 172, 200, 204, 207, 241, 244, 285
фруктоза 62, 63, 65, 69, 70, 72, 76, 211, 216, 282, 287
фруктозо-1,6-дифосфат 47, 65, 87, 88, 97, 98, 151
фруктозо-1,6-дифосфатаза 47
фторапатит 13, 34, 41
фуранозы 67

Х

хеликазы 221
хемоавтотрофы 33, 51, 92, 93, 241, 261
хеморецепция 191, 192
хемосинтез 82, 92, 296
химерные белки 235
химическая коммуникация 191, 241, 296
хитин 72, 78, 79, 81, 94, 152, 155
хитиназа 94, 151, 155, 156
хитозан 78, 79, 94, 155
хлорофилл 48, 83–85, 89, 90, 172, 284, 285, 296
холестерол 140, 145

хроматин *108, 120, 133, 253*
хромопротеины *107, 108, 213*

Ц

целлобиоза *71, 77*
целлюлоза *53, 71, 72, 77, 78, 81, 94, 258, 284*
цианкобаламин *55, 68, 137, 159*
цикл Кребса *51, 99, 100, 101, 259*
цикл Хетча и Слэка *89*
циклический АМФ *137*
цистин *112, 280*
цитозин *129, 136*
цитокнины *39, 170, 172, 173*
цитохромоксидазы *45, 100, 150*
цитраль *193*

Ч

Чаргаффа правила *131*

Щ

щавелевая кислота *181, 288*

Э

экзоны *220, 221*
эластин *123–125*
электрический потенциал клетки *52, 146, 251*
эндемическая подагра *54*
эндемические заболевания *13, 58*
эндемический зоб *13, 43, 167*
эргостерол *145*
эстрадиол *162*
эстрогены *162*
этилен (этен) *170, 171, 173*
эфирные масла *192, 193*

Ю

ювенильные гормоны *168, 169*
ювеноиды *169*

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
РАЗДЕЛ 1. ХИМИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ В БИОСФЕРЕ ЗЕМЛИ.....	9
ГЛАВА 1. УЧЕНИЕ О БИОСФЕРЕ.....	10
ГЛАВА 2. БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ПРОВИНЦИИ.....	12
ГЛАВА 3. КОНЦЕНТРАЦИЯ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ И ИХ СОЕДИНЕНИЙ В ОРГАНИЗМАХ	17
Важнейшие биогенные элементы-неметаллы	21
Углерод (C).....	21
Кислород (O)	25
Азот (N).....	27
Водород (H)	31
Фосфор (P).....	33
Сера (S).....	36
Прочие биогенные элементы-неметаллы.....	38
Селен (Se)	38
Бор (B).....	39
Кремний (Si).....	39
Фтор, хлор, бром и йод (F, Cl, Br и I)	40
Биогенные элементы-металлы	43
Железо (Fe).....	43
Медь (Cu).....	45
Цинк (Zn)	47
Магний (Mg)	48
Кальций (Ca)	49
Марганец (Mn)	50
Калий и натрий (K и Na)	52
Молибден (Mo).....	53
Кобальт (Co)	54
Ванадий (V).....	55
Хром (Cr).....	56
Никель (Ni)	57
Литий (Li).....	58
Тестовые задания.....	58
Раздел 2. БИООРГАНИЧЕСКИЕ СОЕДИНЕНИЯ.....	61
ГЛАВА 1. УГЛЕВОДЫ	62
Свойства и классификация углеводов	62
Функции и обмен углеводов.....	81
Тестовые задания.....	105
ГЛАВА 2. БЕЛКИ И АМИНОКИСЛОТЫ	106
Общая характеристика и элементарный состав белков.....	106
Аминокислоты — структурные элементы белков.....	108
Структура белковой молекулы	113
Функции белков	120
Тестовые задания.....	126

ГЛАВА 3. НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ	127
Структура нуклеиновых кислот	127
Функции нуклеиновых кислот.....	134
Нуклеотиды и их производные.....	136
Тестовые задания.....	138
ГЛАВА 4. ЛИПИДЫ	140
Строение и классификация липидов	140
Простые липиды	141
Сложные липиды	146
ГЛАВА 5. ФЕРМЕНТЫ	148
Общая характеристика ферментов.....	148
Номенклатура и классификация ферментов.....	149
Получение и использование ферментов	151
Роль ферментов в межвидовых отношениях	152
ГЛАВА 6. ВИТАМИНЫ	157
История открытия и изучения витаминов.....	157
Функции витаминов и их получение	158
Тестовые задания.....	159
ГЛАВА 7. ГОРМОНЫ	161
Гормоны высших животных и человека	161
Гормоны насекомых	168
Гормоны растений.....	170
Гормоны грибов	173
ГЛАВА 8. АНТИБИОТИЧЕСКИЕ ПРИРОДНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ	177
Антибиотики и токсины грибов и бактерий.....	177
Антибиотические соединения растений	184
Антибиотические соединения животных и человека	187
ГЛАВА 9. АТТРАКТАНТЫ И ФЕРОМОНЫ.....	191
Пищевые аттрактанты.....	191
Феромоны.....	195
Тестовые задания.....	197
РАЗДЕЛ 3. ВОДА И ЕЁ РОЛЬ В БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ	199
ГЛАВА 1. ВОДА В БИОСФЕРЕ.....	200
Вода в жизни грибов и растений	201
Вода в жизни животных и человека	201
ГЛАВА 2. СВОЙСТВА И ФУНКЦИИ ВОДЫ В ОРГАНИЗМАХ	203
Физико-химические свойства воды.....	203
Вода в клетке	205
Вода в организме.....	210
РАЗДЕЛ 4. МАТРИЧНЫЙ СИНТЕЗ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПОЛИМЕРОВ	217
ГЛАВА 1. БИОСИНТЕЗ НУКЛЕИНОВЫХ КИСЛОТ	219

ГЛАВА 2. БИОСИНТЕЗ БЕЛКА.....	223
ГЛАВА 3. ОСОБЕННОСТИ МАТРИЧНОГО СИНТЕЗА У ВИРУСОВ И БАКТЕРИЙ.....	228
ГЛАВА 4. СИНТЕЗ ИСКУССТВЕННЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПОЛИМЕРОВ.....	234
Синтез нуклеиновых кислот	234
Синтез белков.....	235
Раздел 5. ОБМЕН ВЕЩЕСТВ В БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ	237
ГЛАВА 1. ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ОБ ОБМЕНЕ ВЕЩЕСТВ.....	238
ГЛАВА 2. ОБМЕН ВЕЩЕСТВ, ЭНЕРГИИ И ИНФОРМАЦИИ В ОРГАНИЗМЕ	240
Химические превращения веществ	240
Энергетический обмен	241
Информационный обмен	244
ГЛАВА 3. РОЛЬ ХИМИЧЕСКИХ СОЕДИНЕНИЙ В РЕГУЛЯЦИИ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ.....	246
Прокариоты	246
Эукариоты	247
Тестовые задания.....	253
РАЗДЕЛ 6. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХИМИЯ КАК ОСНОВА БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ	255
ГЛАВА 1. БИОТЕХНОЛОГИЯ КАК НАУЧНАЯ ДИСЦИПЛИНА.....	256
ГЛАВА 2. МИКРОБИОТЕХНОЛОГИЯ.....	257
Продукты брожения	257
Аминокислоты и белки	260
Витамины	263
Антибиотики.....	264
Землеудобрительные препараты и регуляторы роста растений.....	265
Генетически модифицированные организмы	266
ГЛАВА 3. ФИТОБИОТЕХНОЛОГИЯ	272
ГЛАВА 4. ЗООБИОТЕХНОЛОГИЯ	274
Тестовые задания.....	275
РАЗДЕЛ 7. ПРАКТИЧЕСКИЕ РАБОТЫ	277
ГЛАВА 1. БИОГЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ И ИХ РОЛЬ В ОРГАНИЗМАХ	278
Работа 1. Микрохимический анализ золы растений (1 ч).....	278
ГЛАВА 2. БЕЛКИ И АМИНОКИСЛОТЫ	280
Работа 1. Цветные качественные реакции на аминокислоты и белки (1 ч).....	280
Работа 2. Щелочной гидролиз белка (1 ч).....	280
ГЛАВА 3. УГЛЕВОДЫ	282
Работа 1. Цветные качественные реакции на углеводы (1 ч)	282

Работа 2. Защитное действие сахарозы на цитоплазму растительной клетки (1 ч)	282
Работа 3. Защитное действие сахарозы на белки растительной клетки при отрицательных температурах (1 ч).....	283
Работа 4. Микрохимическое обнаружение крахмала в растениях	284
Работа 5. Флуоресценция хлорофилла	284
ГЛАВА 4. ФЕРМЕНТЫ, ВИТАМИНЫ, ГОРМОНЫ И ФИТОНЦИДЫ	286
Работа 1. Ферменты дегидрогеназы дрожжей (1 ч)	286
Работа 2. Фермент уреазы соевых бобов (1 ч).....	286
Работа 3. Фермент сахаразы дрожжей (1 ч).....	287
Работа 4. Фермент амилазы ячменного солода.....	287
Работа 5. Определение аскорбиновой кислоты (витамина С)	288
Работа 6. Качественные реакции на гормон инсулин	289
Работа 7. Влияние фитонцидов на простейших	289
ОТВЕТЫ НА ТЕСТЫ	291
ПРИЛОЖЕНИЕ	293
Программа элективного курса «Биологическая химия»	293
Примерный учебно-тематический план	295
Содержание программы	295
ЛИТЕРАТУРА.....	297
УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ	298

Яков Семенович ШАПИРО
БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХИМИЯ
Учебное пособие
Издание третье, стереотипное

Зав. редакцией ветеринарной
и сельскохозяйственной литературы *Т. В. Карпенко*

ЛР № 065466 от 21.10.97
Гигиенический сертификат 78.01.10.953.П.1028
от 14.04.2016 г., выдан ЦГСЭН в СПб
Издательство «ЛАНЬ»
lan@lanbook.ru; www.lanbook.com
196105, Санкт-Петербург, пр. Ю. Гагарина, д. 1, лит. А.
Тел./факс: (812) 336-25-09, 412-92-72.
Бесплатный звонок по России: 8-800-700-40-71

Подписано в печать 04.03.20.
Бумага офсетная. Гарнитура Школьная. Формат 70×100^{1/16}.
Печать офсетная. Усл. п. л. 25,35. Тираж 100 экз.

Заказ № 260-20.

Отпечатано в полном соответствии
с качеством предоставленного оригинал-макета
в АО «Т8 Издательские Технологии».
109316, г. Москва, Волгоградский пр., д. 42, к. 5.