

Ю.А. Овчинников

Биоорганическая химия

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 57
ББК 28
Ю11

Ю11 **Ю.А. Овчинников**
Биоорганическая химия / Ю.А. Овчинников – М.: Книга по Требованию, 2023. – 810 с.

ISBN 978-5-458-37023-3

Книга охватывает практически все разделы биоорганической химии и весь комплекс вопросов, находящихся на стыке ее с молекулярной биологией, главным из которых является структурно-функциональное изучение важнейших компонентов живой материи. В книге отражены современные научные достижения этой области, даны справочные сведения об исследователях, внесших существенный вклад в биоорганическую химию.

ISBN 978-5-458-37023-3

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2023
© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2023

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первоизданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.

ториями мира — В. Прелога (Швейцария), А. Тодда (Великобритания), Т. Виланда (ФРГ), Г. Кораны (США), Э. Ледерера (Франция), С. Акабори (Япония) и др., начинается регулярный обмен информацией и сотрудниками. Близкая дружба завязывается с коллективами Института органической химии и биохимии Чехословацкой Академии наук в Праге, институтов органической химии в Софии и Шанхае, университетов в Будапеште и Гданьске.

В 60-е годы в СССР, прежде всего в Институте химии природных соединений АН СССР, проводятся получившие мировое признание работы по синтезу стероидных гормонов и антибиотиков, включая полный синтез тетрациклина, крупные исследования по химии углеводов, липидов и пептидов. Советская наука завоевывает признанный приоритет в биоорганической химии мембран. В последующий период ведущие позиции нашей страны были закреплены в исследовании многих белков и полисахаридов, транспортных и информационных нуклеиновых кислот, в создании ряда лекарственных препаратов (фторафур, феназепам и др.).

Сегодня работы в области биоорганической химии проводятся в СССР широким фронтом, охватывая все важнейшие направления, в том числе синтез белков и генов. В системе Академии наук СССР созданы и успешно развиваются институты биоорганической химии во Владивостоке, Киеве, Минске, Новосибирске и Ташкенте, в этом направлении плодотворно трудятся академические институты Алматы, Душанбе, Еревана, Казани, Кишинева, Ленинграда, Москвы, Новосибирска, Одессы, Пушкино, Риги, Таллина, Ташкента, Тбилиси, Уфы, Фрунзе и других городов. Заметный вклад вносят также научные учреждения медицинского и сельскохозяйственного профиля, отраслевые научно-исследовательские институты. Велики заслуги в подготовке кадров и проведении актуальных исследований кафедры химии природных соединений МГУ, кафедры химии и технологии тонких органических соединений Московского института тонкой химической технологии им. М. В. Ломоносова, университетов Ленинграда, Новосибирска, Риги, Ростова, Свердловска, Тарту.

Становление биоорганической химии, химии природных и физиологически активных веществ в СССР опиралось на достижения выдающихся представителей отечественной химической школы — Н. Д. Зелинского, А. Е. Чичибабина, С. С. Наметкина, А. Н. Баха, В. М. Родионова, В. В. Феофилактова, А. П. Орехова, А. Е. Арбузова, Н. А. Преображенского. В современный период крупными достижениями в этой области, получившими высокую оценку в СССР и за рубежом, отмечены исследования академиков Б. А. Арбузова, А. А. Баева, А. Е. Браунштейна, В. А. Говырина, М. И. Кабачника, Д. Г. Кнорре, М. Н. Колосова, Н. К. Кочеткова, Р. В. Петрова, И. Я. Постовского, А. С. Садыкова, Г. К. Скрыбина, Е. И. Чазова, М. Х. Чайлахяна, членов-корреспондентов АН СССР Л. Д. Бергельсона, В. Ф. Быстрова, М. Г. Воронкова, Р. П. Евстигнеевой, Г. Б. Елякова, Ю. А. Жданова, В. Т. Иванова, В. А. Кабанова, В. П. Мамаева, И. В. Мартынова, Н. Н. Мельникова, О. М. Нефедова, М. А. Прокофьева, Л. А. Сандахчиева, Е. Д. Свердлова, В. П. Скулачева, В. Н. Смирнова, Г. А. Толстикова, И. В. Торгова, Р. М. Хомутова, А. С. Хохлова, С. Ю. Юнусова, академиков АМН СССР и республиканских академий А. А. Ахрема, Ф. С. Бабичева, А. В. Богатского, Г. Я. Ванаг, С. А. Вартаняна, С. А. Гиллера, Г. В. Лазурьевского, А. Л. Мнджояна, С. М. Навашина, В. Н. Ореховича, К. Т. Порошина, Г. И. Чипенса, Н. А. Юдаева, члена-корреспондента АМН СССР Ю. А. Панкова, профессоров С. М. Аваевой, В. К. Антонова, В. Н. Белова, М. Г. Бражниковой, Э. И. Будовского, Е. Д. Каверзневой, М. Я. Карпейского, А. Ю. Магидсона, Г. В. Меньшикова, Г. И. Самохвалова, Е. С. Северина, С. Б. Серебряного, А. П. Сколдинова, Н. Н. Суворова, А. И. Усова, А. Я. Хорлина,

О. С. Чиждова, Л. А. Шукиной и многих других. Я посчитал своим долгом отметить имена советских ученых в первой отечественной книге по биоорганической химии не только в знак признания их достижений, но и с уверенностью в том, что позиции этой науки будут и дальше крепнуть, способствуя росту ее международного авторитета.

Биоорганическая химия — это фундаментальная наука на стыке химии и биологии, она способствует раскрытию принципов функционирования живых систем. Но она имеет и выраженную практическую направленность, являясь теоретической основой получения новых ценных соединений для медицины и сельского хозяйства. Наука призвана служить обществу, человеку, а в наше время путь от открытия до его реализации резко сокращается. Поэтому нет ничего удивительного в том, что в книге обсуждаются и проблемы промышленного получения новейших препаратов на основе методов тонкого органического синтеза или биотехнологии.

Книгу такого рода писать непросто, ибо, по определению биоорганическая химия охватывает химию всех веществ живой клетки, а этих веществ десятки и сотни тысяч... Пришлось учитывать тенденции развития мировой науки, а в какой-то степени следовать моде и личным интересам. Не последнее слово принадлежало здесь моим коллегам и ученикам.

Главное место в книге занимают белки и нуклеиновые кислоты, и это закономерно. Не только потому, что они наиболее универсальны среди других «молекул жизни», но и потому, что с их познанием связаны подлинно революционные прорывы в биологической науке XX в. Шире, чем первоначально планировалось, представлены углеводы, поскольку их значение неуклонно растет и в будущем, по всей вероятности, станет решающим. Липиды и мембраны также выдвинуты на передовые позиции, и эта их новая роль сейчас общепризнанна — и в биоэнергетике, и в регуляции, и в развитии... В изложении главы по низкомолекулярным биорегуляторам, как природным, так и синтетическим, пришлось быть особенно лаконичным, ибо одни лишь пенициллины легко могли бы дать содержательнейший материал для целого учебника или монографии. Но в целом этот раздел отражает непреходящее значение традиционной химии природных соединений, давшей импульс развитию биоорганической химии наших дней.

Наконец, общепризнанно, что «историю делают люди». Это справедливо и для науки. Думаю, что книга выигрывает, когда мы знакомимся с главными участниками становления и развития увлекшей нас области знания, от далеких предков до сегодняшних дней...

В основу книги положен годичный курс биоорганической химии, читаемый для студентов биологического факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова и факультета физико-химической биологии и биотехнологии Московского физико-технического института. Подготовка студентов, слушающих курс, осуществляется на базе Научно-учебного центра Института биоорганической химии им. М. М. Шемякина АН СССР, где параллельно проводятся семинарские и практические занятия. Следует подчеркнуть, что построение курса и его направленность во многом диктовались задачами развития данной области науки в СССР и были непосредственно связаны с тематикой ведущих академических институтов страны.

В создании книги принимали участие мои коллеги, непосредственно работающие над проблемами биоорганической химии и вносящие немалый творческий вклад в ее развитие в нашей стране. Особо отмечаю сотрудников Научно-учебного центра нашего института, в активе которых сегодня не только написанные главы, про-

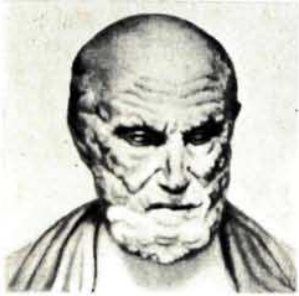
веденные семинары и прочитанные лекции, но и воспитанные ими десятки молодых научных работников института, пытливый ум и беспокойный характер которых являются живительным родником новых идей и достижений «шемякинцев»...

Я сердечно благодарю членов-корреспондентов АН СССР В. Т. Иванова и Е. Д. Свердлова, докторов химических наук В. М. Липкина, Н. Г. Абдулаева, Е. В. Гришина, Г. М. Сегалю, кандидатов химических наук Н. А. Алданову, Л. И. Барсукову, В. Б. Берзину, В. Л. Воейкову, В. Н. Граменицкую, М. Б. Костину, Г. С. Монастырскую, В. А. Несмеянова, А. Н. Обухова, Т. В. Овчинникову, В. В. Оноприенко, И. В. Северцову, Т. И. Соркину, О. А. Чупрунову и многих, многих других, кто разделил со мной трудности, волнения и раздумья в нетрадиционной для академического института работе над такой книгой. Я сердечно благодарю и моих коллег из зарубежных стран, приславших фотографии и многие ценные материалы.

Конечно, работа над книгой потребовала немало времени и сил, спрессовав до предела минуты отдыха. Но я встречал полное понимание в своей деятельности и в Академии наук, и в институте, и в моей семье... В конце концов эта работа меня увлекла, и я понимаю, что она будет продолжаться. Книжки, даже общеобразовательные, всегда отражают этап в развитии науки, а наука никогда не стоит на месте. Поэтому, представляя эту книгу на суд специалистам, коллегам и тем, кому она в первую очередь предназначена, я надеюсь, что на ближайшие годы она сохранит свою актуальность и займет свое место на рабочем столе того, кто учится и работает.

Академик Ю. Овчинников

ВВЕДЕНИЕ



Гиппократ [Hippocrates] (460—377 до н. э.), древнегреческий врач, реформатор античной медицины. Образование получил под руководством своего отца Гераклида. Занимался врачебной практикой в Греции, Малой Азии, Ливии, у скифов. Заложил основы клинической медицины. С именем Гиппократа связано представление о высшем моральном облике врача (клятва Гиппократа).



Гален [Galenus] Клавдий (129 — ок. 201), древнеримский врач и естествоиспытатель. Обобщил представления античной медицины в виде единого учения, оказавшего существенное влияние на развитие естествознания вплоть до XV — XVI вв. Из растительного и животного сырья получал лекарственные средства, так называемые галеновы препараты. Создал первую в истории науки концепцию о движении крови.

Современный человек знает очень много. Бережно храня духовные и материальные ценности ушедших эпох, обогащаясь опытом предшествующих поколений и постоянно вскрывая новые законы природы и общества, человек неуклонно движется вперед, к манящим вершинам познания. Путь этот непрост, порой извилист и тернист, и каждый шаг требует нелегких усилий, мужества и вдохновения. Но настойчивый поиск всегда бывает вознагражден еще одной золотой крупичей знания, удивительным ощущением прикосновения к истине...

Накоплением знаний, анализом явлений и фактов занимается наука. Если в период своего зарождения наука была единой, неделимой и эта прекрасная, органически свойственная ей черта особенно ярко проявилась в энциклопедических трудах великих мыслителей древности, то позднее наступила пора дифференциации науки. Из унитарной, стройной системы естествознания как единого целого возникли математика, физика, химия, биология и медицина, а в науках об обществе оформились история, философия, право...

Это неизбежное дробление науки, отражающее объективные процессы в развитии мира, продолжается и сегодня — появились кибернетика, ядерная физика, химия полимеров, океанология, экология, онкология и десятки других наук. Веянием времени стала и узкая специализация ученых, целых коллективов. Конечно, это отнюдь не исключает становления и воспитания широко образованных ученых с блестящей эрудицией, и мировая наука знает немало тому примеров.

И все же вопрос закономерен — не утрачивается ли в таком случае возможность осмысления целостной картины окружающего мира, не мельчает ли порой постановка проблем, не ограничиваются ли искусственно поиски путей их решения? Особенно для тех, кто только начинает свой путь к знаниям...

Отражением этого противоречия и прямым следствием действия законов диалектики явилось встречное движение наук по пути к взаимному обогащению, взаимодействию и интеграции. Появились математическая лингвистика, химическая физика, биологическая химия... Что будет конкретным и конечным итогом этого непрерывного искания, постоянной смены целей и объектов исследования, предсказать пока трудно, но одно является очевидным — в конечном итоге человек достигнет прогресса и в тех областях знания, которые совсем недавно казались окутанными покровом глубокой тайны...

Одним из ярких примеров является та область науки, которая лежит на границе биологии и химии. Что же объединяет эти научные дисциплины, в чем смысл их взаимодействия? Ведь биология была и, пожалуй, еще долгое время будет одной из самых загадочных областей знания, и в ней остается немало «белых пятен». Химия же, напротив, относится к разряду наук наиболее устоявшихся, точных, в ней основные закономерности выяснены и проверены временем. И тем не менее факт остается фактом — уже давно химия и биология идут навстречу друг другу. Когда это началось, вряд ли можно сейчас установить... Попытки объяснения явлений жизнедеятельности с позиций точных наук мы находим еще у мыслителей древнегреческой и древнеримской цивилизации, более отчетливо подобные идеи формулировались в трудах выдающихся представителей науч-

ной мысли средневековья и эпохи Возрождения. К концу XVIII в. было достоверно установлено, что в основе проявления жизни лежат химические превращения веществ, порой простых, а зачастую удивительно сложных. И именно с этого периода начинается подлинная летопись о союзе двух наук, летопись, богатая ярчайшими фактами и эпохальными открытиями, фейерверк которых не прекращается и в наши дни...

Крупнейшим событием можно считать рождение *органической химии*, которая первоначально рассматривалась как химия веществ, встречающихся в живой природе. На первых этапах в ней господствовали виталистические воззрения, утверждавшие, что химические соединения, выделяемые из живых организмов, не могут быть получены искусственным путем, без участия магической «жизненной силы». Сокрушительный удар сторонникам витализма был нанесен работами Ф. Вёлера, получившего типичное вещество животного происхождения — мочевину из цианата аммония. Последующими исследованиями позиции витализма были окончательно подорваны. В середине XIX в. органическая химия определяется уже как химия соединений углерода вообще — будь то вещества природного происхождения или синтетические полимеры, красители или лекарственные препараты.

Один за другим преодолевали органическая химия барьеры, стоящие на пути к познанию живой материи. В 1842 г. Н. Н. Зинин осуществил синтез анилина, в 1854 г. М. Бертло получил синтезом ряд сложных органических веществ, в том числе жиры. В 1861 г. А. М. Бутлеровым впервые было синтезировано сахаристое вещество — метилентан, к концу столетия успешно осуществляются синтезы ряда аминокислот и жиров, а начало нашего века ознаменовалось первыми синтезами белковоподобных полипептидов. Это направление, развивавшееся стремительно и плодотворно, оформилось к началу XX в. в самостоятельную *химию природных соединений*. К числу ее блистательных побед можно отнести расшифровку строения и синтез биологически важных алкалоидов, терпеноидов, витаминов и стероидов, а вершинами ее достижений в середине нашего века надо считать полные химические синтезы хинина, стрихнина, резерпина, пенициллина и простагландинов.

С другой стороны, использование химических методов в исследовании непосредственно биологических процессов привело в самом конце прошлого века к рождению *биохимии*. Ее появление обычно связывают с открытием энзиматического катализа и самих биологических катализаторов — ферментов, идентифицированных несколько позднее в качестве особых веществ и выделенных в кристаллическом виде в середине 20-х — начале 30-х годов. Крупнейшими событиями в биохимии явились установление центральной роли АТФ в энергетическом обмене, выяснение химических механизмов фотосинтеза, дыхания и мышечного сокращения, открытие трансаминирования — а в итоге познание основных принципов обмена веществ в живом организме. В начале 50-х годов Дж. Уотсон и Ф. Крик расшифровали структуру ДНК, дав человечеству знаменитую двойную спираль, и ученый мир салютовал рождению новой науки о путях хранения и реализации генетической информации — *молекулярной биологии*.

Именно в этот период происходят качественные изменения в химии природных соединений — она вплотную приступает к химическому изучению сложнейших веществ живой природы, в том числе биополимеров. Основной акцент делается на изучение связи между их строением и биологической функцией, что имеет фундаментальное значение для понимания природы процессов жизнедеятельности. Л. Полинг открывает α -спиральные структуры в белках, Ф. Сенгер устанавливает аминокислотную последовательность



Ибн Сина (Авиценна), Абу Али Хусейн Ибн Абдуллах (ок. 980—1037), крупнейший врач средневековья, ученый-энциклопедист. Родился в Афшане (близ Бухары), жил в Средней Азии и Иране, занимал должность врача и визиря при различных правителях. Будучи одним из основоположников химии, сыграл выдающуюся роль в установлении связи между химией и медициной. Описал много лекарственных средств растительного, животного и минерального происхождения. Мировую известность получил его основной медицинский труд «Канон врачебной науки» — свод медицинских знаний того времени, в течение пяти веков считавшийся важнейшим врачебным руководством (более 30 латинских изданий) и оказавший громадное влияние на развитие естествознания, медицины и фармакологии во всех странах мира.

первого белка — инсулина, успешно завершается синтез первого пептидного гормона — окситоцина. Р. Вудворду удается осуществить полные химические синтезы хлорофилла и витамина B_{12} . Эти выдающиеся достижения химии, ставшие предвестником ее широкого наступления по всему фронту биологии, и означали собой, по существу, превращение химии природных соединений в современную *биоорганическую химию*. Темпы работ продолжали непрерывно нарастать, решаемые проблемы становились еще более сложными по выполнению и более значительными по их влиянию на прогресс знаний о живой природе. Совершенствование методического арсенала позволило начать широкие структурные исследования сложных белков и нуклеиновых кислот, осуществить полные синтезы первых белков и генов. Другими словами, перейти к тому этапу, который характеризует развитие биоорганической химии в настоящее время...

Вместе с биохимией, биофизикой и молекулярной биологией биоорганическая химия составляет сегодня единый фронт физико-химической биологии, прогресс которой является одним из значительных явлений в естествознании нашего времени.

ПРЕДМЕТ БИООРГАНИЧЕСКОЙ ХИМИИ

Биоорганическая химия изучает строение и биологические функции важнейших компонентов живой материи, в первую очередь биополимеров и низкомолекулярных биорегуляторов, уделяя главное внимание выяснению закономерностей взаимосвязи между структурой и биологическим действием. По существу она является химическим фундаментом современной биологии.

Разрабатывая основополагающие проблемы химии живого мира, биоорганическая химия способствует решению задач получения практически важных препаратов для медицины, сельского хозяйства, ряда отраслей промышленности.

Объекты изучения: белки и пептиды, нуклеиновые кислоты, углеводы, липиды, биополимеры смешанного типа — гликопротеины, нуклеопротеины, липопротеины, гликолипиды и т. п.; алкалоиды, терпеноиды, витамины, антибиотики, гормоны, простагландины, ростовые вещества, феромоны, токсины, а также синтетические лекарственные препараты, пестициды и др.

Методы исследования: основной арсенал составляют *методы органической химии*, однако для решения структурно-функциональных задач привлекаются и разнообразные физические, физико-химические, математические и биологические методы.

Основные задачи: *выделение в индивидуальном состоянии изучаемых соединений* с помощью кристаллизации, перегонки, различных видов хроматографии, электрофореза, ультрафильтрации, ультрацентрифугирования, противоточного распределения и т. п.; *установление структуры*, включая пространственное строение, на основе подходов органической и физико-органической химии с применением масс-спектрометрии, различных видов оптической спектроскопии (ИК, УФ, лазерной и др.), рентгеноструктурного анализа, ядерного магнитного резонанса, электронного парамагнитного резонанса, дисперсии оптического вращения и кругового дихроизма, методов быстрой кинетики и т. п. в сочетании с расчетами на ЭВМ; *химический синтез* и *химическая модификация* изучаемых соединений, включая полный синтез, синтез аналогов и производных, — с целью подтверждения структуры, выяснения связи строения и биологической функции, получения практически ценных препаратов; *биологическое тестирование* полученных соединений *in vitro* и *in vivo*.

Круг интересов биоорганической химии необычайно широк — это и мир веществ, выделяемых из живой природы и играющих важную роль в жизнедеятельности, и мир искусственно получаемых органических соединений, обладающих биологической активностью. Естественно, описать все такие вещества и их свойства, даже при учете лишь соединений с известной структурой, в рамках данной книги не представляется возможным — их насчитывается сотни тысяч и число их непрерывно растет.

Полный перечень биологически значимых соединений, если это потребуется, можно найти в соответствующих монографиях, оригинальных и обзорных статьях, в многочисленных справочниках и банках данных.

Задача настоящей книги — дать понятие о характере изучаемых биоорганической химией объектов, рассказать о главных представителях важнейших классов веществ, описать приемы и методы исследования, коснуться ряда актуальных проблем — словом,



Ломоносов Михаил Васильевич (1711—1765), первый русский ученый-естествоиспытатель, физик и химик, поэт, художник, первый русский академик Петербургской АН (1745). Образование получил в Славяно-греко-латинской академии в Москве, Петербургском академическом университете, Марбургском университете и Школе горного дела во Фрайбурге; с 1745 г. — профессор Петербургской АН. Основал при АН первую в России химическую лабораторию (1748). В 1755 г. по инициативе М. В. Ломоносова основан Московский университет. Развивал атомно-молекулярные представления о строении вещества, сформулировал принцип сохранения материи и движения. Заложил основы физической химии, исследовал атмосферное электричество, описал строение Земли, открыл атмосферу на Венере.

БЕЛКИ И ПЕПТИДЫ

Строение белков и пептидов

Химический синтез
и химическая модификация

Роль белков и пептидов в биологии



Гарвей [Harvey] Уильям (1578—1657), английский врач, основатель современной физиологии. Окончил Кембриджский университет (1597), с 1609 г. преподавал в Королевском университете. Основатель учения о кровообращении.

Белки, или протеины,— важнейший класс биологически активных веществ. Они играют ключевую роль в клетке, присутствуют в виде главных компонентов в любых формах живой материи, будь то микроорганизмы, животные или растения. Без белков невозможно представить себе жизнедеятельность, жизнь; и именно в этом смысле и сегодня сохраняет свое значение определение Ф. Энгельса: «Жизнь есть способ существования белковых тел». Белки чрезвычайно разнообразны по структуре и выполняют многочисленные биологические функции (схема 1).

В настоящее время трудно оценить общее число белков во всем царстве живой природы, но, учитывая огромное разнообразие организмов, следует признать факт существования по крайней мере многих миллиардов химически индивидуальных белков. Лишь в клетке *Escherichia coli* содержится более 3000 различных белков.

Молекулярная масса белков варьирует от 5 — 10 тыс. до 1 млн. и более. Сравнительно небольшие молекулы белковой природы (с молекулярной массой условно до 5000) называются пептидами. К пептидам относятся многие природные вещества с важными биологическими функциями (схема 2), их синтетические аналоги, а также продукты расщепления белков.

Биологические функции белково-пептидных веществ. Главная функция **белков-ферментов** — катализ биохимических реакций, и только ее одной было бы достаточно, чтобы считать белки самым важным классом биорегуляторов. Как биологические катализаторы ферменты участвуют в тысячах превращений, происходящих в живой клетке и составляющих основу ее метаболизма. Особое значение имеют такие универсальные ферментные системы, как ДНК- и РНК-полимеразы, разнообразные аденозинтрифосфатазы (АТФазы), аденилатциклазы. В целом группа белков-ферментов изучена сравнительно хорошо, причем существенно то, что в процессе их исследования были сформулированы общие принципы и разработаны методы структурно-функционального анализа белковых веществ.

Схема 1. Биологические функции белков.

