

Царевская В. М.,  
Нечаева Е. Х., Салтыкова О. Л.

# БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

[www.scipro.ru](http://www.scipro.ru)

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное образовательное  
учреждение высшего образования  
«Самарский государственный аграрный университет»

# **БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ**

Царевская В. М., Нечаева Е. Х., Салтыкова О. Л.

Учебное пособие

Кинель  
2022

УДК 581.19

ББК 41.272

DOI 10.54092/9785907607118

**Главный редактор:** Краснова Наталья Александровна – кандидат экономических наук, доцент, руководитель НОО «Профессиональная наука»

**Технический редактор:** Канаева Ю.О.

**Рецензент:**

*Перцева Е.В.* - кандидат биологических наук, доцент кафедры «Растениеводство и земледелие». ФГБОУ ВО Самарский ГАУ

**Авторы:**

*Царевская В. М., Нечаева Е. Х., Салтыкова О. Л.*

Биохимия растений [Электронный ресурс]: учебник – Эл. изд. - Электрон. текстовые дан. (1 файл pdf: 126 с.). - Царевская В. М., Нечаева Е. Х., Салтыкова О. Л. 2022. – Режим доступа: [http://scipro.ru/conf/plant\\_biochemistry.pdf](http://scipro.ru/conf/plant_biochemistry.pdf). Сист. требования: Adobe Reader; экран 10'.

ISBN 978-5-907607-11-8

В учебном пособии по биохимии растений представлена теоретическая часть и контрольные вопросы по следующим разделам: азотсодержащие и безазотистые органические вещества в растительной клетке; витамины и вещества вторичного происхождения; дыхание как цепь последовательных окислительно-восстановительных реакций; биохимические и фотохимические реакции фотосинтеза; биохимические основы усвоения азота в растении; метаболические пути в растительном организме.

Учебное пособие предназначено для студентов, обучающихся по направлению подготовки 35.03.04 Агрономия, 35.03.05 Садоводство, 36.03.01 Лесное дело, 35.03.07 Технология производства и переработки сельскохозяйственной продукции.

ISBN 978-5-907607-11-8



© Царевская В. М., Нечаева Е. Х., Салтыкова О. Л. 2022  
© Оформление: издательство НОО Профессиональная наука, 2022

# Содержание

ПРЕДИСЛОВИЕ.....	6
<b>1. АЗОТСОДЕРЖАЩИЕ ОРГАНИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА В РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКЕ.....</b>	<b>8</b>
1.1. Строение, свойства и классификация аминокислот. Аминокислоты как мономеры белков.....	8
1.1.1. Строение и свойства аминокислот.....	8
1.1.2. Классификация аминокислот.....	9
1.1.3. Аминокислоты как мономеры белков.....	10
1.2. Белки, их строение, классификация, функции.....	12
1.2.1. Строение белков.....	12
1.2.2. Классификация белков.....	17
1.2.3. Функции белков.....	19
1.3. Состав, строение и функции нуклеиновых кислот.....	21
1.3.1. Состав, строение и функции ДНК.....	22
1.3.2. Состав, строение и функции РНК.....	24
<b>2. БЕАЗОТИСТЫЕ ОРГАНИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА В РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКЕ.....</b>	<b>26</b>
2.1. Углеводы, их строение, свойства и классификация.....	26
2.1.1. Моносахариды.....	26
2.1.2. Олигосахариды.....	30
2.1.3. Полисахариды.....	32
2.1.4. Функции углеводов.....	36
2.2. Липиды в растительной клетке.....	37
2.2.1. Строение и физико-химические свойства жиров.....	37
2.2.2. Жироподобные вещества.....	40
2.2.3. Функции липидов в растениях.....	42
<b>3. ВИТАМИНЫ И ВЕЩЕСТВА ВТОРИЧНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ.....</b>	<b>44</b>
3.1. Витамины и их значение в жизни организмов.....	44
3.2. Водорастворимые витамины.....	45
3.3. Жирорастворимые витамины.....	57
3.4. Вещества вторичного происхождения.....	61
3.4.1. Органические кислоты.....	61
3.4.2. Фенольные соединения.....	66
3.4.3. Эфирные масла.....	72
3.4.4. Алкалоиды.....	74
3.4.5. Гликозиды.....	77
<b>4. ДЫХАНИЕ КАК ЦЕПЬ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНЫХ ОКИСЛИТЕЛЬНО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ РЕАКЦИЙ.....</b>	<b>83</b>
4.1. Дыхание как окислительный процесс.....	83
4.2. Ферментные системы дыхания.....	84
4.3. Дыхание как цепь последовательных окислительно-восстановительных реакций.....	89
4.3.1. Первый этап дыхания – гликолиз (анаэробная фаза дыхания).....	89
4.3.2. Возможные пути превращения ПВК в растении.....	93
4.3.3. Второй этап дыхания – аэробная фаза (цикл Кребса и окислительное фосфорилирование).....	94
<b>5. БИОХИМИЧЕСКИЕ И ФОТОХИМИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ ФОТОСИНТЕЗА.....</b>	<b>98</b>
5.1. Общая характеристика фотосинтеза.....	98
5.2. Пигменты фотосинтеза.....	98
5.2.1. Хлорофилл.....	99
5.2.2. Каротиноиды.....	99
5.3. Световая стадия фотосинтеза.....	101
5.4. Темновая стадия фотосинтеза.....	103

5.4.1. <i>C<sub>3</sub>-путь фотосинтеза (Цикл Кальвина)</i> .....	103
5.4.2. <i>C<sub>4</sub>-путь фотосинтеза (путь Хэтча – Слэка)</i> .....	105
5.4.3. <i>Фотодыхание</i> .....	106
<b>6. БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ УСВОЕНИЯ АЗОТА В РАСТЕНИИ</b> .....	108
6.1. <b>Формы азота, усвояемые растениями и их источники в природе</b> .....	108
6.2. <b>Метаболизм аммиачного азота в растении</b> .....	108
6.3. <b>Метаболизм нитратов в растении</b> .....	111
<b>7. МЕТАБОЛИЧЕСКИЕ ПУТИ В РАСТИТЕЛЬНОМ ОРГАНИЗМЕ</b> .....	113
7.1. <b>Дыхание – центральное звено обмена веществ и энергии растительной клетки</b> .....	113
7.1.1. <i>Дыхание и жировой обмен</i> .....	114
7.1.2. <i>Дыхание и углеводный обмен</i> .....	115
7.1.3. <i>Дыхание и азотный обмен</i> .....	115
7.1.4. <i>Дыхание и синтез циклических соединений</i> .....	116
<b>ПРИЛОЖЕНИЯ</b> .....	118
<b>ЛИТЕРАТУРА</b> .....	121
<b>АЛФАВИТНО-ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ</b> .....	122

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Биохимия или биологическая химия растений изучает химический состав, свойства и взаимопревращения соединений, слагающих растительные организмы. Эта наука является молекулярной основой важнейших физиологических процессов: дыхания, брожения, фотосинтеза, минерального питания, реализации наследственной информации в процессе онтогенеза растений, устойчивости и др.

Целью освоения дисциплины «Биохимия растений» является формирование у студентов системы компетенций о биохимическом составе и сущности биохимических процессов в растениях на всех структурных уровнях организации, диагностике функционального состояния растений, биохимическом обосновании технологий производства и хранения продукции растениеводства.

Для достижения поставленной цели при освоении дисциплины решаются следующие задачи:

- получение знаний о биохимическом составе растительных клеток;
- получение знаний о биохимических процессах жизнедеятельности растений на всех структурных уровнях их организации, о биохимии формирования продукции растениеводства;
- формирование навыков анализа и применения на практике результатов биохимических исследований.

Освоив дисциплину, обучающийся должен знать:

- состав, строение, свойства и биологические функции основных групп органических веществ: углеводов, липидов, аминокислот, белков, нуклеиновых кислот, витаминов, органических кислот, алкалоидов, гликозидов, фенольных веществ и эфирных масел, а также их содержание в растительных продуктах;
- механизмы синтеза и превращения органических веществ растений и принципы осуществления биохимических реакций;
- современные сведения о ферментах и методах биохимии;
- изменение химического состава растений в зависимости от природно-климатических условий, плодородия почвы, водного режима и уровня питания растений, приемов агротехники.

Освоив дисциплину, обучающийся должен уметь:

- применять знания по биохимии растений для освоения современных технологий выращивания сельскохозяйственных, технических и лекарственных культур;
- дать объяснение изменениям химического состава растений в зависимости от генотипа и условий выращивания;
- использовать биохимические показатели для характеристики качества и экологической безопасности растительной продукции;
- прогнозировать ход биохимических процессов и изменение химического состава растений в зависимости от природно-климатических условий, плодородия почвы, уровня питания растений, различных агротехнических приемов.

Знание биохимических особенностей растений, процессов обмена веществ в них и внешних факторов, которые определенным образом влияют на обмен веществ и химический состав растений, необходимо агроному для получения высоких урожаев наилучшего качества.

Кроме того, знания по биохимии важны при переработке сельскохозяйственных продуктов в пищевой промышленности. Технологии хлебопекарной, мукомольной, консервной промышленности, виноделия, чайного, витаминного производства, ферментации табака в значительной степени базируются на знаниях о веществах и их превращениях.

# 1. АЗОТСОДЕРЖАЩИЕ ОРГАНИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА В РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКЕ

К азотсодержащим органическим веществам в клетке относятся: аминокислоты, белки, нуклеиновые кислоты, многие витамины, алкалоиды и некоторые другие вещества.

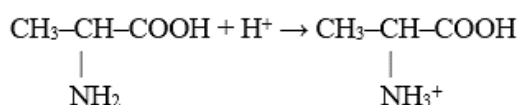
## 1.1. Структура, свойства и классификация аминокислот. Аминокислоты как мономеры белков

### 1.1.1. Структура и свойства аминокислот.

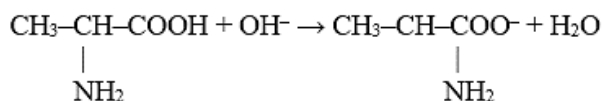
Аминокислоты – производные кислот жирного или ароматического ряда, содержащие одновременно аминогруппу ( $-\text{NH}_2$ ) и карбоксильную группу ( $-\text{COOH}$ ). В твердом состоянии аминокислоты – это бесцветные кристаллические вещества, большинство из которых хорошо растворяются в воде при комнатной температуре. Водные растворы аминокислот стабильны, и их можно автоклавировать при температуре  $100-120^\circ\text{C}$ .

Молекулы аминокислот в водных растворах проявляют амфотерные свойства, т. е. содержат одновременно основную – аминную и кислотную – карбоксильную группы. Поэтому они, как и другие амфотерные соединения, могут диссоциировать с образованием  $\text{H}^+$ - и  $\text{OH}^-$ -ионов. В зависимости от pH раствора, диссоциация карбоксильной группы или аминогруппы подавляется, и аминокислоты проявляют свойства щелочи или кислоты.

При избытке в растворе  $\text{H}^+$ -ионов (кислая среда) будут образовываться положительно заряженные ионы:



При избытке в растворе  $\text{OH}^-$ -ионов (щелочная среда) образуются отрицательно заряженные ионы:

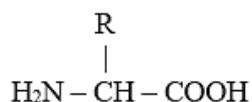


При некоторой определенной величине pH образование положительно и отрицательно заряженных ионов подавляется в одинаковой степени, и молекула белка и аминокислоты становится электронейтральной. Это значение pH называется изоэлектрической точкой (ИЭТ). Для разных белков и аминокислот ИЭТ неодинакова и зависит от соотношения свободных карбоксильных и аминокислотных групп. У



аминокислот с одной карбоксильной и двумя аминогруппами ИЭТ наступает в щелочной среде (у лизина при  $pH=9,74$ ), с двумя карбоксильными и одной аминогруппами в кислой среде (у аспарагиновой аминокислоты при  $pH=2,97$ , глутаминовой при  $pH=3,22$ ).

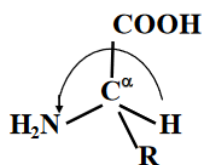
У большинства природных и всех аминокислот, входящих в белки, аминогруппа располагается у первого ( $\alpha$  – альфа) атома углерода от карбоксильной группы. Их называют  $\alpha$ -аминокислотами. Общая структурная формула  $\alpha$ -аминокислот:



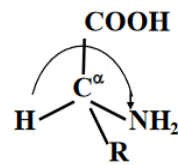
где, R – углеводородный радикал жирного (алифатического) или ароматического (циклического) ряда.

Аминокислоты имеют общий план строения, но отличаются друг от друга по строению радикала (R), которое весьма разнообразно. Например, у аминокислоты аланина радикал простой –  $CH_3$ , радикал цистеина содержит серу –  $CH_2SH$ , другие аминокислоты имеют более сложные радикалы. Таким образом все  $\alpha$ -аминокислоты различаются лишь углеводородным радикалом.

Для  $\alpha$ -аминокислот возможны два стереоизомера: L-форма и D-форма. Они различаются расположением водорода и аминогруппы по отношению к  $\alpha$ -углероду:



L-форма



D- форма

Подавляющее большинство природных аминокислот, как входящих в состав белков, так и находящихся в растениях в свободном состоянии, принадлежит к L-форме. D-аминокислоты встречаются в природе крайне редко и обнаружены лишь в составе некоторых микроорганизмов.

D-формы растениями и большинством животных не усваиваются, они даже иногда подавляют процессы обмена. Это связано с тем, что ферменты живых систем могут осуществлять превращения только L-форм.

### 1.1.2. Классификация аминокислот.

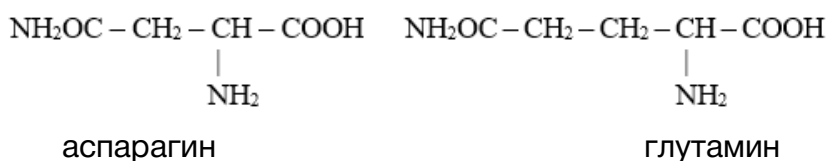
По количеству карбоксильных и аминогрупп различают моноаминомонокарбоновые аминокислоты (одна амино- и одна карбоксильная группа); моноаминодикарбоновые аминокислоты (две карбоксильные и одна аминогруппа); диаминомонокарбоновые аминокислоты (две амино- и одна карбоксильная группа)

К моноаминомонокарбоновым аминокислотам относятся глицин, аланин, серин, цистеин, цистин, треонин, метионин, валин, лейцин, изолейцин. Диаминомонокарбоновые аминокислоты – лизин, аргинин.

Две широко распространённые в природе аминокислоты – аспарагиновая (аминоянтарная) и глутаминовая (аминоглутаровая), относятся к моноаминодикарбоновым.

Два структурных компонента белка – пролин и оксипролин, являются иминокислотами, вместо аминогруппы ( $-\text{NH}_2$ ) они содержат иминогруппу ( $=\text{NH}$ ) (прилож. 1).

В растениях, как в составе белков, так и в свободном виде находятся амиды – аспарагин и глутамин:



Важная роль амидов – аспарагина и глутамина – была установлена в классических исследованиях Д. Н. Прянишникова. Он показал, что амиды являются теми соединениями, в виде которых обезвреживается избыток аммиака, являющийся ядом для растительных тканей. Избыточное количество аммиака накапливается при прорастании растений в результате гидролиза белков и последующего дезаминирования аминокислот, а также при питании растений аммиачным азотом. В этих случаях в клетках повышается концентрация аммиака, который присоединяется к дальней от  $\alpha$ -углерода карбоксильной группе в аспарагиновой и глутаминовой аминокислотах с образованием амидов.

Прянишников Д. Н. установил, что в растении всегда присутствуют оба амида, но в разных количествах. Преимущественное накопление глутамина и его преобладание над аспарагином происходит при лучшем обеспечении растений углеводами, а при недостатке углеводов в растениях образуется в основном аспарагин.

### 1.1.3. Аминокислоты как мономеры белков

Аминокислоты – это мономеры белков, т. е. основные структурные единицы этих полимеров. В состав одной молекулы белка может входить от нескольких десятков до нескольких сотен аминокислот, из них разных не более 20. Эти аминокислоты называют протеиногенными (образующими белки). Среди них 8 – незаменимые, т.е. они не синтезируются в организме человека и животных, а создаются только растениями. К незаменимым аминокислотам относятся: триптофан, фенилаланин, метионин, лизин, валин, треонин, изолейцин, лейцин. Это группа аминокислот, которые человек и животные должны получать с пищей. В случае отсутствия или

недостатка в пище этих аминокислот нарушается нормальное функционирование организма.

Кроме того, две аминокислоты – гистидин и аргинин относят к частично заменимым, так как скорость их синтеза в организме человека недостаточна для обеспечения всей потребности в этих аминокислотах, особенно у детей. Незаменимые аминокислоты входят в состав всех белков, но могут также находиться в растении и в свободном виде. Источники незаменимых аминокислот в растениях приведены в таблице 1.1.

Таблица 1.1

Источники незаменимых аминокислот в растениях

Название	Культуры
Валин	подсолнечник, соя, чечевица, горох, фасоль, арахис
Треонин	чечевица, фасоль, пшеница, рожь, гречиха, орехи
Лейцин	фасоль, чечевица, арахис, овес, пшеница
Изолейцин	фасоль, горох, чечевица, рожь, гречиха
Метионин	подсолнечник, кунжут, овес, пшеница, рис
Лизин	соя, горох, фасоль, чечевица
Аргинин	люпин, тыква, капуста, люцерна, фасоль, горох, пшеница и др. растения
Гистидин	пшеница, рожь, рис, фасоль, гречиха, соя
Фенилаланин	фасоль, соя, рис, миндаль, арахис, семена подсолнечника
Триптофан	фасоль, чечевица, горох, овёс, кунжут, семечки подсолнечника

В белках аминокислоты соединяются через карбоксильную группу одной аминокислоты и аминогруппу другой с образованием пептидной связи. Линейная цепочка из аминокислот называется первичной структурой белка. Образование пептидной связи происходит с затратой энергии АТФ. Радикалы аминокислот в образовании цепочки не участвуют, они располагаются вне ее, и поэтому любая аминокислота занимает в цепочке расстояние около 36 нм. На концах любого белка с одной стороны имеется аминная, с другой стороны – карбоксильная группы. Сочетание протеиногенных аминокислот в разной последовательности и количествах образует все огромное многообразие белков.

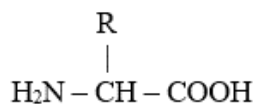
В растениях в свободном состоянии содержится около 200 различных аминокислот, которые не входят в состав белков, а принимают участие в построении других соединений (не белков), а также участвуют в качестве промежуточных продуктов в различных процессах обмена веществ и связаны в обмене с протеиногенными аминокислотами. Содержание аминокислот в растениях изменяется в зависимости от возраста растений, внешних условий (температуры, длины дня, увлажнения и т. д.), а также от почвенного питания. При различных условиях минерального питания содержание аминокислот в растениях и соотношение между ними могут значительно варьировать. Увеличение общего количества свободных аминокислот в растениях и усиленное накопление отдельных аминокислот наблюдаются при пониженном питании растений калием, фосфором, серой, кальцием и магнием, а также при недостатке ряда микроэлементов: цинка, меди, марганца, железа. Это связано с ослаблением в этих условиях синтеза белков из аминокислот.

Увеличение содержания аминокислот также наблюдается в условиях хорошего азотного питания растений.

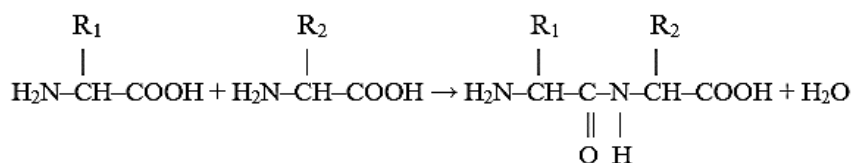
## 1.2. Белки, их строение, классификация, функции

### 1.2.1. Строение белков.

Молекулы белка имеют молекулярную массу от 5 тысяч до 1 млн. и выше. В состав белков входят углерод, кислород, водород, азот и сера. Элементарный состав белков довольно постоянен, и почти все они содержат 50-55% углерода, 20-24% кислорода, 6-7% водорода, 15-19% азота, и лишь содержание серы в них изменяется значительно – от 0 до 3%. В сложных белках присутствуют в небольшом количестве и другие элементы, чаще всего фосфор, железо, цинк и медь. Белки содержащие в своем составе металлы, чаще всего – белки-ферменты. Несмотря на такое разнообразие и сложность строения белки построены всего из 20 различных аминокислот. Общая формула белков:



По химическому строению белки – весьма сложные соединения. Молекула белка состоит из остатков аминокислот, связанных пептидными связями в полипептидные цепи. Пептидные связи возникают между  $\alpha$ -карбоксильной и  $\alpha$ -аминогруппой. Такие связи называются ковалентными, в данном случае – пептидными связями:



Соединение двух аминокислот в одну молекулу называется дипептидом, трех аминокислот – трипептидом и т. д., а соединение, состоящее из 20 и более аминокислотных остатков, – полипептидом.

Молекула белка уложена в пространстве. Пространственное расположение белка называется конформацией, которая формируется за счет разнообразных связей (пептидных, водородных, дисульфидных, гидрофобных) и зависит от количества и последовательности расположения аминокислот в молекуле белка соединенных пептидной связью, т. е. от его первичной структуры (рис. 1.1).

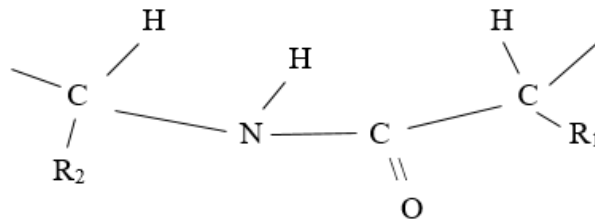


Рис. 1.1 Первичная структура белка

Вторичная структура белка возникает за счет многочисленных водородных связей, образующихся между атомами водорода и атомами наиболее электроотрицательных элементов (O, N, Fe и др.). Эти связи значительно слабее химических, но присутствуют в молекуле белка в очень большом количестве и поэтому играют важную роль в поддержании структуры белковой молекулы.

Во вторичной структуре длинные полипептидные цепи изогнуты в виде спирали или образуют складки (рис. 1.2). Наиболее распространена  $\alpha$ -спираль, в которой пептидная цепь закручена по ходу часовой стрелки. Один полный виток такой спирали включает 3,6 аминокислотных остатка, а «шаг» спирали, соответствующий одному аминокислотному остатку, имеет длину 0,15 нм.

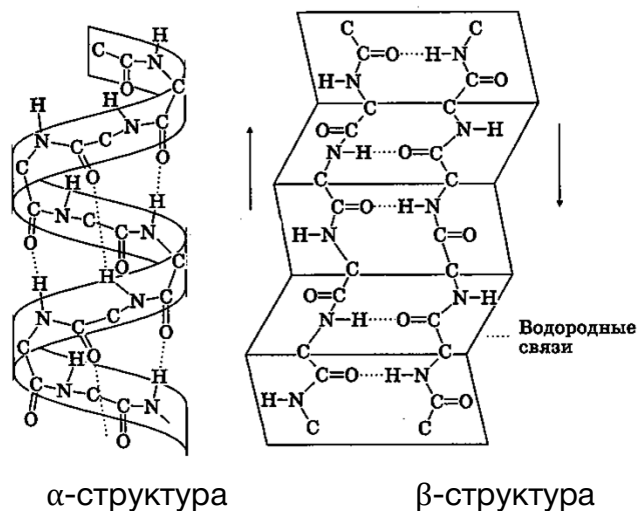


Рис. 1.2 Вторичная структура белка

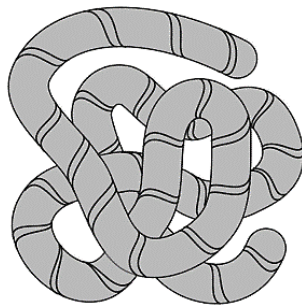
Упаковка в пространстве спиралевидной полипептидной цепи приводит к образованию третичной структуры за счет дисульфидной связи ( $-S-S-$ ), которая образуется за счет сульфгидрильных групп ( $-SH$ ) остатков цистеина, происходит сшивка либо внутри одной полипептидной цепи, либо между двумя различными цепями.

Между неполярными остатками аминокислот, входящих в состав белка ( $-CH_3$ ,  $-CH_2-$  и др.), в результате их взаимодействия в водной среде образуются гидрофобные связи, стабилизирующие конформацию белка. Энергия каждого такого взаимодействия мала, но из-за большого числа таких взаимодействий они способны создавать устойчивые структуры. Способностью к гидрофобному взаимодействию

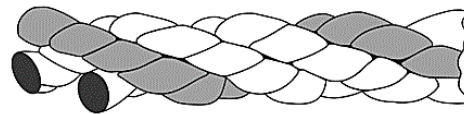
обладают боковые цепи (R-группы) валина, лейцина, изолейцина, фенилаланина, триптофана, метионина и цистеина.

В формировании третичной структуры также играют роль ионные взаимодействия и водородные связи.

Форма белковой молекулы, сложившейся на третьем уровне ее пространственной организации: глобулярная (свернутая в клубок) или фибриллярная (нитевидная) (рис. 1.3). Растительные белки относятся к глобулярным с компактной третичной структурой, приближающейся по форме к шару или эллипсоиду.



глобула



фибрилла

Рис. 1.3 Третичная структура белка

Крупные белковые молекулы обычно обладают четвертичной структурой. Она представляет собой функциональное объединение нескольких (двух, трех и более) молекул белка, обладающих третичной структурной организацией (рис. 1.4). В зависимости от условий среды они могут существовать в виде макромолекул с большой молекулярной массой или обратимо диссоциировать на отдельные субъединицы с меньшей молекулярной массой. Диссоциация на субъединицы происходит без разрыва пептидных связей. Например, глобулины семян растений состоят из нескольких субъединиц.

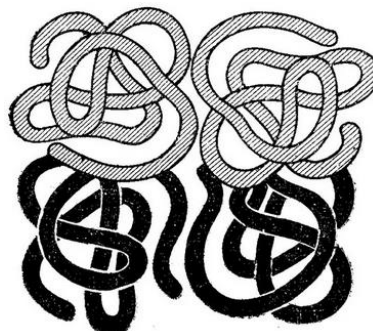


Рис. 1.4 Четвертичная структура белка

Функциональная активность того или иного белка определяется всеми четырьмя уровнями его организации, т.е. белок работает только в состоянии конформации.

Молекула белка содержит гидрофильные, т. е. притягивающие воду (филиа – любовь, гидро – вода) и гидрофобные, т. е. отталкивающие воду (фобос – страх, ужас) группировки атомов. Это обеспечивает взаимодействие белков как с гидрофильными, так и с гидрофобными веществами.

Белки имеют высокую биохимическую и физиологическую активность из-за наличия в радикалах остатков аминокислот большого количества активных к реакциям группировок атомов ( $-\text{NH}_2$ ,  $-\text{SH}$ ,  $-\text{OH}$ ,  $-\text{COOH}$ , циклические группировки). Белковая молекула, как и ее мономеры – аминокислоты, амфотерна и может диссоциировать как по кислотному, так и по основному типу. В результате этого в одной молекуле могут быть и положительно и отрицательно заряженные участки. Это обеспечивает способность молекулы к гидратации (присоединению воды) и, соответственно устойчивость белка в коллоидных растворах.

В кислой среде подавляется диссоциация основных группировок, а в щелочной – кислотных групп. При определенном значении рН среды, в состоянии изоэлектрической точки (ИЭТ), число положительных и отрицательных зарядов в молекуле белка одинаково. Изоэлектрическая точка – это одна из основных характеристик белка. Изоэлектрическая точка у разных белков неодинакова. Например, у зеина кукурузного зерна при рН=6,2, у глиаина пшеничного зерна при рН=7,1, у эдестина семян конопли при рН=5,5. Для большинства белков значение ИЭТ находится в слабокислой среде. Белки в ИЭТ электронейтральны, а их вязкость и растворимость наименьшая, т. к. из-за потери заряда они обладают наименьшей способностью связывать воду, происходит разрушение гидратной оболочки вокруг белковых молекул, поэтому они соединяются, образуя крупные агрегаты. Это приводит к выпадению их в осадок. При изменении рН среды макромолекула белка становится заряженной, и его гидратационная способность меняется.

Выделение белка из раствора можно вызвать высаливанием, т.е. действием на раствор белка водоотнимающими веществами (спирт, ацетон) или насыщенным их раствором различных минеральных солей. Этот процесс называется высаливанием и широко применяется для выделения белков из смеси органических веществ, т. к. отнятие воды от белка приводит к агрегации его молекул.

Белок при определенных условиях может терять конформацию, денатурировать. Денатурация белков – сложный процесс, при котором под влиянием внешних факторов (температуры, механического воздействия, действия химических агентов и др.) происходит изменение вторичной, третичной и четвертичной структуры белковой макромолекулы, т. е. её природной (нативной) конформации. При денатурации в нативной белковой молекуле происходит изменение строения полипептидных цепей, в их молекулах разрываются некоторые связи и белки переходят в другое качественное состояние: из растворимых становятся нерастворимыми, теряют свою

биологическую активность, и не могут выполнять функции. В то же время, увеличивается активность некоторых химических групп, облегчается воздействие на белки протеолитических ферментов, следовательно, они легче гидролизуются.

Денатурация (коагуляция) белка может быть обратимой и необратимой. Необратимая коагуляция наступает в случае нарушения первичной структуры. Это происходит под действием высоких температур, крепких кислот и щелочей, некоторых ионов тяжёлых металлов. Если первичная структура сохранена, то белок при определённых условиях может вновь конформироваться, т. е. уложиться в пространстве. Этот процесс называется ренатурация (рис. 1.5).

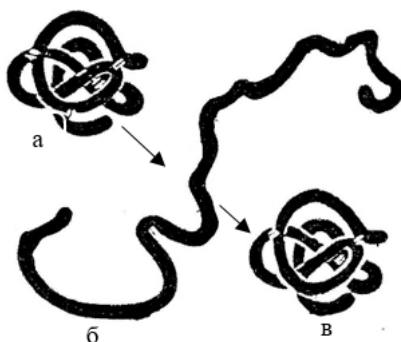


Рис. 1.5 Денатурация и ренатурация белков  
а – молекула белка до денатурации; б – денатурированный белок;  
в – восстановленная исходная молекулы белка.

В сухом состоянии белки – белые, аморфные или кристаллические порошки. Они способны к набуханию, т.е. белки связывают воду, проявляя гидрофильные свойства. При этом они увеличиваются в массе и объеме. Набухание белка сопровождается его частичным растворением. Это важно для прорастания семян. Сухие семена могут набухать, отнимая воду из относительно сухой почвы.

Гидрофильность отдельных белков зависит от их строения. Имеющиеся в составе и расположенные на поверхности белковой макромолекулы гидрофильные полярные группы ( $-\text{CO}-\text{NH}-$ ,  $-\text{NH}_2$ ,  $-\text{COOH}$ ) притягивают к себе молекулы воды, строго ориентируя их на поверхности молекулы. Окружающая белковые глобулы гидратная (водная) оболочка препятствует агрегации, а, следовательно, способствует устойчивости раствора белка и препятствует его осаждению. При ограниченном набухании концентрированные белковые растворы образуют сложные системы, называемые студнями или гелями. Студни не обладают текучестью, они упруги, обладают пластичностью, определенной механической прочностью, способны сохранять свою форму. Глобулярные белки могут полностью гидратироваться, растворяясь в воде и образуя растворы с невысокой концентрацией, такие белки называются альбумины.

Гидрофильные свойства белков, т. е. их способность набухать, образовывать гели



имеет большое практическое значение. Очень подвижным гелем, построенным в основном из молекул белка, является протоплазма – полужидкое содержимое живой клетки, т. е. коллоидный раствор. Клейковина – специфический комплекс белков, способных в воде набухать; это сильно гидратированный гель. Сырая клейковина, выделенная из пшеничного теста, она содержит до 65% воды (200-250% к массе сухих веществ). Выход и качество клейковины в свою очередь зависят от гидрофильных свойств белков, составляющих клейковину. Различная гидрофильность клейковинных белков – один из важнейших признаков, характеризующих силу пшеничной муки. В сильной муке содержится много белков, клейковина ее упругая и эластичная.

### 1.2.2. Классификация белков.

Единого принципа классификации белков нет. Обычно белки делят на протеины (простые) – состоящие только из аминокислот и протеиды (сложные) – в состав молекулы которых, кроме аминокислот, входят другие соединения, которые называются простетической группой

Простетическая группа может быть прочно связана с белком, и ее отделение достигается лишь после полного или частичного гидролиза протеидов, или достаточно легко отделяться. Легко отделяемая часть протеида называется коферментом.

Протеиды делят на группы в зависимости от природы небелковой части.

Гликопротеиды – сложные белки, в состав которых входят углеводы или их производные – манноза, галактоза, гексозамины, глюкуроновая кислота, гетерополисахариды и другие соединения. Они играют важную роль в построении протоплазмы. К гликопротеидам относятся многие ферменты, мембранные белки, защитные белки, некоторые запасные белки (вицилин семян фасоли), некоторые ядовитые белки (рицин клещевины). Белки некоторых растительных слизей также являются гликопротеидами.

Фосфопротеиды – сложные белки, в которых к остаткам серина, треонина, тирозина, имеющим ОН-группы присоединяются остатки ортофосфорной кислоты за счет сложноэфирной связи и это фосфорилирование белков повышает активность ряда ферментов.

Липопротеиды – сложные белки, в которых белок прочно связан с липидами. Липопротеиды в растениях входят в состав внутриклеточных мембран, где они являются основными компонентами. В большом количестве входят в состав пластид растительной клетки, содержатся в протоплазме.

Металлопротеиды – сложные белки, имеющие в своем составе металлосодержащие группы. Эти сложные белки входят в состав мембран, являются ферментами. Например, каталаза, пероксидаза, цитохромы (железосодержащие ферменты), аскорбинатоксидаза, полифенолоксидаза (медьсодержащие ферменты), алкогольдегидрогеназа – цинксодержащий фермент.

Нуклеопротеиды – сложные белки, представляющие собой соединения белков с

нуклеиновыми кислотами. Белки, связанные с ДНК, называются гистонами. Их молекулярная масса колеблется от 10 до 20 тыс. Они имеют щелочной характер, который, обусловлен высоким содержанием основных аминокислот в их молекулах. Кроме того, они имеют высокую концентрацию основных аминокислот – лизина и аргинина (25-30%). Нуклеопротеиды в большом количестве содержатся в ядерном веществе клеток, в рибосомах. Они участвуют в синтезе белка, в передаче наследственности и в ряде других важных жизненных функций растительных организмов.

Протеины, или простые белки, разделяются на группы в зависимости от их растворимости в различных растворителях. К протеинам относятся следующие группы белков: альбумины, глобулины, проламины, глютелины.

Альбумины – растворимые в воде белки с относительно небольшой молекулярной массой. Их можно выделить в кристаллическом виде. Встречаются во всех растительных тканях, но особенно их много в эмбриональных тканях зародыша семян. К ним относятся многие белки-ферменты, белковые ингибиторы ферментов, т.е. вещества, подавляющие активность ферментов. Альбумины гороха называются легумелином, а пшеницы, ржи и ячменя лейкозином.

Глобулины – белки, нерастворимые в воде, но растворимые в слабых растворах нейтральных солей (5-10% растворы NaCl или KCl), сравнительно низкомолекулярные. Очень широко распространены во всех клетках и тканях растений, а в семенах бобовых растений и масличных культур они составляют главную массу белков. Из глобулинов наиболее хорошо изучены эдестин семян конопли, фазеолин семян фасоли, глицин семян сои, конглютин семян люпина, арахин семян арахиса, вицилин семян гороха и др.

Проламины – белки, нерастворимые в воде, но растворимые в 60-80% этанола. Молекулярная масса большинства проламинов составляет несколько десятков тысяч. Проламины являются запасными белками семян злаковых культур, где они составляют 30-40% общего количества белков и практически отсутствуют в растениях других семейств. В проламинах много пролина, амидов и глутаминовой кислоты (отсюда их название), а незаменимых аминокислот мало, особенно лизина. К проламинам относятся глиадины из зерна пшеницы и ржи (составная часть клейковины), гордеин – ячменя, зеин – кукурузы; авенин – овса и др.

Глютелины – это высокомолекулярные белки, растворимы в слабых растворах щелочей (0,2–2,0%). Эти белки в семенах растений выполняют роль запасных веществ. Они содержатся в эндосперме зерновок злаков. Глютелины в зерне пшеницы называются глютелины, в рисе – оризенин и глютелин, найденный в семенах кукурузы. Лизина в них больше, чем в проламинах, но это также неполноценные по аминокислотному составу белки. В зерне пшеницы на их долю приходится примерно 30-45% всех белков и они нередко являются доминирующей составляющей белков клейковины. Доля глютелинов в семенах риса достигает 70% (табл. 1.2).

Таблица 1.2

Фракционный состав белков семян сельскохозяйственных культур\*, %

Культура	Содержание белка, %			
	альбумины	глобулины	проламин ы	глютелины
<b>Злаковые</b>				
Пшеница	6,6	22,0	33,0	38,4
Рожь	27,2	29,9	30,4	18,5
Ячмень	14,6	14,6	40,5	30,3
Овес	11,1	21,0	11,2	56,7
Кукуруза	20,5	14,8	38,6	26,1
Просо	13,6	9,0	62,5	14,9
Рис	13,8	10,0	7,4	68,8
<b>Бобовые</b>				
Горох	9,6	85,7	-	4,8
Чечевица	8,1	85,9	-	6,0
Фасоль	10,0	90,0	-	Следы
Соя	12,5	87,5	-	Следы
<b>Масличные</b>				
Подсолнечник	Следы	95	-	Следы
Арахис	Следы	97	-	Следы
Клещевина	10	90	-	Следы
Кунжут	4	85	-	11
Хлопчатник	Следы	90	-	10

\*таблица составлена по данным различных авторов: по злаковым и бобовым культурам – Казакова Е.Д., Карпиленко Г.П.(2005); по масличным культурам – Щербакова В.Г. (2003).

### 1.2.3. Функции белков

Белки растений в зависимости от выполняемых ими функций подразделяются на протоплазменные, резервные и защитные. Протоплазменные белки составляют основную массу протоплазмы живых клеток. К ним относятся белки каталитические (ферментные) и структурные. Резервные белки откладываются в запас, а защитные белки обеспечивают устойчивость растений.

Основные функции белков.

1) Структурная (строительная). Белки входят в состав цитоплазмы и различных органоидов клетки и вместе с липидами участвуют в построении клеточных мембран.

2) Каталитическая (ферментативная). Белки, обладающие ферментативной активностью, ускоряют биохимические реакции. Белок – обязательная составная часть любого фермента. Биокатализаторы белковой природы (ферменты) играют исключительно важную роль в обмене веществ любого организма, поскольку подавляющее большинство химических превращений в клетке протекает с их участием.

3) Транспортная. Белки – переносчики, осуществляют транспорт веществ через мембраны. Внутри клетки должны поступать многочисленные вещества, обеспечивающие её строительным материалом и энергией. Кроме того, из клетки

выделяются продукты метаболизма. Фосфолипидная мембрана непроницаема для таких важнейших компонентов, как аминокислоты, сахара, ионы щелочных металлов. Их проникновение внутрь клетки происходит при участии специальных транспортных белков, вмонтированных в мембрану. Транспорт веществ через мембрану осуществляют низкомолекулярные белки – пермеазы и высокомолекулярные белки, образующие белковые поры.

4) Защитная. В ответ на проникновение в организм чужеродного белка (бактерии, гифы грибов, токсины) вырабатываются белки – антитела. Они связывают инактивируют (делают неактивным) чужой белок.

Белки – токсины, вырабатываемые растениями, защищают их от поедания животными. Например, в семенах клещевины (растения семейства молочайные) содержится белковый токсин рицин. Этот токсин проникает в цитоплазму клеток кишечника животных, и его ферментативная субъединица, действуя на рибосомы, необратимо блокирует трансляцию.

Защитные белки растений часто являются ингибиторами ферментов. Белковые ингибиторы обнаружены в семенах бобовых культур (соя, фасоль и др.), злаковых (пшеница, ячмень и др.), в картофеле. Их отличительной особенностью является способность образовывать с ферментами устойчивые комплексы, в составе которых ферменты полностью теряют свои каталитические свойства. Биохимическая роль белков-ингибиторов заключается в защите растений и их семян от бактериальных и грибных инфекций и от поражения насекомыми-вредителями путем ингибирования ферментов пищеварительного цикла насекомых. Известны белки-ингибиторы протеолитических ферментов, в первую очередь трипсина и химотрипсина, а также ферменты-ингибиторы гидролаз. Наиболее широко ингибиторы трипсина и химотрипсина представлены в семенах семейства бобовых. В семенах сои, например, около 6% общего содержания белка приходится на долю ингибитора трипсина. Количество белков-ингибиторов может существенно возрасти при поражении растений болезнями или насекомыми. Так, при повреждении растений картофеля колорадским жуком в качестве ответной реакции начинается синтез в листьях белков-ингибиторов, образующих прочные неактивные комплексы с протеолитическими ферментами жука. Присутствие в некоторых растениях белков-ингибиторов существенно снижает их усвояемость организмом животных и человека.

5). Двигательная. Многие фибриллярные белки способны обратимо изменять длину молекулы. За счет этого осуществляется движение цитоплазмы и некоторых её структур.

6). Запасная. Белки являются важным запасным веществом в семенах и запасных органах многих растений.

Резервные или запасные белки откладываются в семенах растений. При прорастании семян они гидролизуются до аминокислот, из которых вновь синтезируются белки проростка. Резервные белки составляют 80-94% от общего количества белков в семенах. Местом их отложения являются внутриклеточные

образования – вакуоли, называемые алейроновыми зернами. Алейроновые зерна присутствуют в клетках запасяющих тканей семян – семядолей и эндосперма. Основным компонентом их являются белок, составляющий от 70 до 80% массы алейронового зерна.

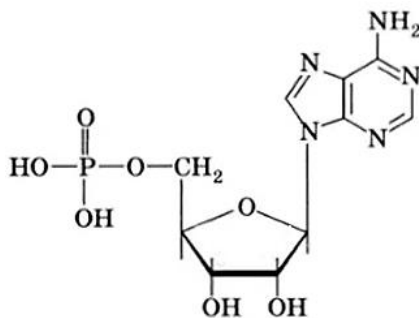
### ***1.3. Состав, строение и функции нуклеиновых кислот***

Нуклеиновые кислоты – это высокомолекулярные органические вещества, в состав которых входят углерод, водород, кислород, азот, фосфор.

Содержание свободных нуклеиновых кислот в растительных тканях не превышает 10% от общего количества азотистых веществ. Они обеспечивают хранение и передачу генетической информации (наследственных свойств) и принимают непосредственное участие в биосинтезе белков в клетках, в том числе и белков-ферментов.

Нуклеиновые кислоты были открыты в 1869 году немецким ученым Ф. Мишером. Они обладают сильно выраженными кислотными свойствами. В клетках организмов они легко взаимодействуют с различными катионами и прежде всего с основными белками, образуя нуклеопротеиды.

Нуклеиновые кислоты – это полимеры, мономерами которых являются нуклеотиды, состоящие из азотистого основания, связанного с ним пятиуглеродного сахара (пентозы) и остатка фосфорной кислоты (P).



нуклеотид или аденозин-5<sup>1</sup>-монофосфат (адениловая кислота)

Азотистые основания, входящие в нуклеиновые кислоты делят на 2 группы: 1) пуриновые (производные пурина); 2) пиримидиновые (производные пирамидина). Азотистые основания: тимин, урацил, цитозин являются производными пирамидина, а аденин (А) и гуанин (Г) – производными пурина.

Нуклеотиды называют по входящему в них азотистому основанию: тимидиловый, уридилиловый, цитидиловый, адениловый, гуаниловый. Принято обозначать нуклеотид заглавной буквой, входящей в него азотистого основания. Например: тимидиловый – Т, уридилиловый – У и т.д.

### 1.3.1. Состав, строение и функции ДНК.

В клетке два типа нуклеиновых кислот: ДНК и РНК. ДНК-дезоксирибонуклеиновая кислота, содержится в основном в ядрах и частично (около 8%) в пластидах и в митохондриях. Мономером ДНК являются дезоксирибонуклеотиды. В состав их входят: остаток фосфорной кислоты (сокращенно Р), сахар – дезоксирибоза (Д) и одно из четырёх азотистых оснований: тимин, цитозин, аденин и гуанин.

Строение молекулы ДНК установили в 1953 г. американский ученый Дж. Уотсон и английский Ф. Крик. Она состоит из двух полинуклеотидных цепочек, спирально закрученных одна относительно другой таким образом, что углеводно-фосфатная цепь находится снаружи, а пуриновые и пиримидиновые основания – внутри. Эти две цепи соединяются между собой водородными связями, возникающими между пуриновыми и пиримидиновыми основаниями нуклеотидов. Пары нуклеотидов могут чередоваться в разной последовательности, но обязательно, если в одной цепочке расположен адениловый нуклеотид, напротив его будет тимировый, если – гуаниловый, то напротив его – цитозильовый нуклеотид. Это так называемый принцип комплементарности в построении молекулы ДНК: азотистое основание аденин комплементарно тимину, а цитозин – гуанину. В результате этого, количество молекул аденина в любой молекуле ДНК равно количеству тимина, цитозина – гуанину. Следует подчеркнуть, что состав ДНК совершенно не зависит от условий среды, в которой выращиваются растения, в частности он остается строго постоянным даже при резко различных условиях питания растений.

В молекуле ДНК между аденином и тиминном возникают две водородные связи, а между гуанином и цитозином – три водородные связи. Схема фрагмента полинуклеотидной цепи ДНК представлена на рисунке 1.6.

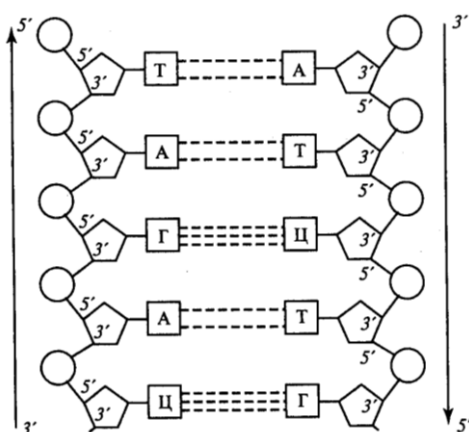


Рис. 1.6 Схематическое изображение частиц полинуклеотидной цепи ДНК

----- водородные связи между азотистыми основаниями

Молекула ДНК закручена в спираль, один виток которой занимает 3,4 нм (рис. 1.7).

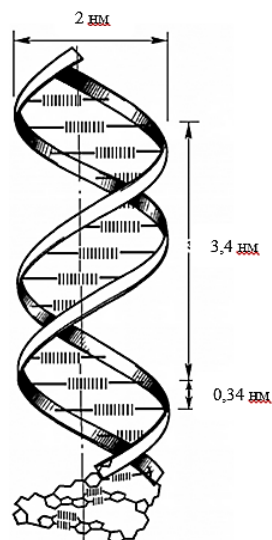


Рис. 1.7 Схема строения участка молекулы дезоксирибонуклеиновой кислоты

#### Функции ДНК.

1) Хранение генетической информации о признаках и свойствах организма. Причем в молекуле ДНК непосредственно зашифрованы не признаки и свойства, а структура молекул всех белков, которые может синтезировать организм. Выполнение функций белками приводит к проявлению генетической информации.

2) Передача генетической информации от материнской клетки к дочерним клеткам.

При делении клеток в каждую новую клетку передается весь комплекс наследственной информации. Поэтому перед делением клетки происходит репликация (редупликация, удвоение) молекулы ДНК по принципу комплементарности (рис. 1.8).

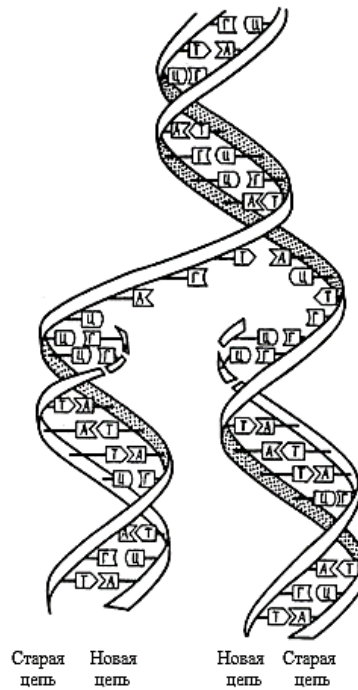


Рис. 1.8. Репликация ДНК (по Уотсону, 1969)

Под действием фермента ДНК-полимеразы двойная спираль постепенно раскручивается, и на каждой из освободившихся от взаимодействия нитей строится вторая, комплементарная ей нить – при этом восстанавливаются водородные связи между комплементарными азотистыми основаниями. Вместо одной молекулы ДНК в клетке образуются две идентичные двойные спирали, каждая из которых в результате митоза попадает в одну из новообразованных клеток.

### 1.3.2. Состав, строение и функции РНК.

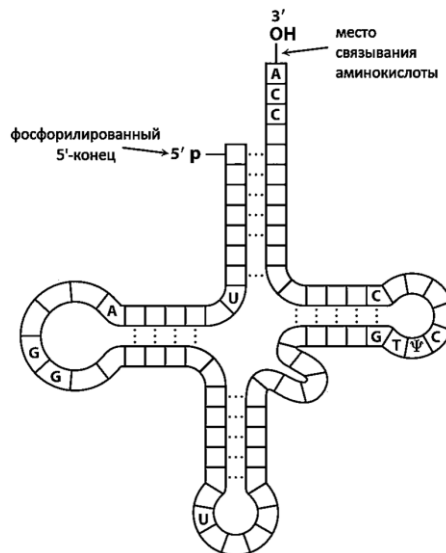
Рибонуклеиновые кислоты (РНК), так же, как и ДНК, представляют собой полимерные соединения и состоят из рибонуклеотидов. В клетках любых биологических объектов содержится три основных вида РНК: информационная (матричная) – (и-РНК), транспортная – (т-РНК) и рибосомная (рибосомальная) – (р-РНК). Все они, в отличие от ДНК имеют одноцепочную структуру, вместо тимина (Т) содержат урацил (У), сахар у них не дезоксирибоза, а рибоза. В целом же цепочка их молекулы состоит из нуклеотидов и построена по тому же принципу, что и одиночная цепочка ДНК, т.е. между рибонуклеотидами возникает ковалентная связь.

Основная часть РНК клетки (70-80%) приходится на долю р-РНК, которая содержится в рибосомах – внутриклеточных структурах, принимающих участие в биосинтезе белка. Рибосомная РНК по сравнению с другими типами РНК имеет наибольшую молекулярную массу. В рибосомах растений могут быть молекулы р-РНК двух видов: с молекулярной массой около 1,5 млн. и 600 тыс.



Информационная РНК содержится в клетках в количестве 3-7% общей суммы рибонуклеиновых кислот. Молекулярная масса и-РНК в пределах 300 тыс. – 1 млн. Функции и-РНК заключаются в снятии информации о структуре белка с ДНК, и переносе ее на рибосомы, где по и-РНК будет синтезироваться белок.

Транспортная РНК низкомолярная, ее содержание, и составляет 10-20% всей РНК клетки. Она включает всего лишь 70-80 нуклеотидов, свёрнутых в виде клеверного листа – трилистника (рис. 1.9).



### Антикодон

Рис. 1.9 Плоскостная модель строения аланиновой транспортной РНК

Функции т-РНК заключаются в присоединении аминокислоты, транспортировке её к месту синтеза белка на рибосому и постановке ее в молекулу белка согласно информации и-РНК. Для переноса каждой аминокислоты имеется своя собственная т-РНК, а для многих аминокислот – по несколько т-РНК и общее число видов т-РНК и поэтому общее число разных т-РНК – 61.

### Контрольные вопросы

1. Какие вещества называют аминокислотами?
2. Что называют изоэлектрической точкой аминокислот?
3. Перечислите моноаминомонокарбоновые кислоты.
4. Перечислите моноаминодикарбоновые кислоты.
5. К какой группе аминокислот относится лизин?
6. Каким образом связаны аминокислоты в белке?
7. Что называют первичной структурой белка?
8. Как называется мономер ДНК? Из чего он состоит?
9. В чем различия ДНК и РНК?
10. Какие функции выполняют нуклеиновые кислоты?

## 2. БЕЗАЗОТИСТЫЕ ОРГАНИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА В РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКЕ

К безазотистым органическим веществам в растительной клетке относятся: углеводы, жиры, жироподобные вещества (воска, фосфоглицериды, каротины, ксантофиллы, некоторые витамины и другие вещества).

### *2.1. Углеводы, их строение, свойства и классификация*

Углеводы – альдегиды и кетоны многоатомных спиртов и полимеры этих соединений. Их общая формула –  $C_n(H_2O)_n$ . Большинство углеводов – это безазотистые органические вещества, в состав которых входят углерод, водород и кислород. В некоторые углеводы могут входить сера, фосфор, азот.

Углеводы составляют до 85-90% всей массы растительного организма. У многих сельскохозяйственных растений углеводы в большом количестве накапливаются в корнях, клубнях и семенах и используются затем в качестве запасных веществ; стенки клеток растений и растительные волокна состоят главным образом из углеводов; в плодах и ягодах также преобладают углеводы.

Углеводы образуются в процессе фотосинтеза из углекислого газа и воды за счет энергии Солнца при участии зеленого пигмента хлорофилла. В процессе распада углеводов организмы получают основную часть энергии, которая необходима для поддержания жизни и биосинтеза других сложных соединений.

Углеводы принято делить на три основные группы: моносахариды, олигосахариды и полисахариды.

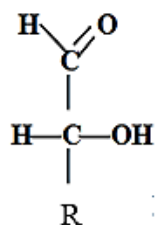
Моносахариды – простые углеводы. Они являются мономерами олигосахаридов и полисахаридов, которые относятся к сложным углеводам.

#### **2.1.1. Моносахариды.**

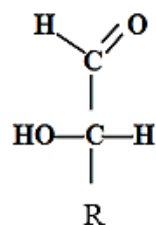
Моносахариды (монозы) широко распространены в растениях. Они имеют сладкий вкус, хорошо растворимы в воде. По химической природе являются производными многоатомных спиртов, у которых один из гидроксильных ( $-OH$ ) окислен до альдегидной ( $-CH=O$ ) или кетонной ( $>C=O$ ) группы. Поэтому среди сахаров различают альдозы и кетозы. У всех биологически значимых альдоз альдегидная группа находится при первом атоме углерода, у кетоз – кетонная группа при втором углеродном атоме. Общая формула всех моносахаридов:  $C_n(H_2O)_m$ , т.е. они как бы построены из углерода и воды, отсюда и происхождение термина – углеводы.

Моносахариды могут иметь в молекуле три атома углерода – триозы, четыре – тетрозы, пять – пентозы, шесть – гексозы и семь – гептозы. Из моносахаридов в растении больше всего гексоз: глюкозы и фруктозы.

Все моносахариды содержат один или несколько ассиметричных атомов углерода, т.е. таких, у которых все четыре валентности замещены различными атомными группировками. Это приводит к существованию различных стереоизомеров, отличающихся по своим физическим и химическим свойствам. Простейший моносахарид – глицериновый альдегид представлен двумя изомерами – D-изомером и L-изомером:



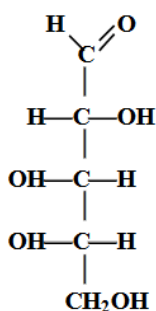
D-изомер



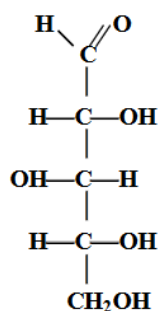
L-изомер

Все последующие альдозы и кетозы также могут существовать в форме D-или L-изомера. Принадлежность того или иного моносахарида к D-или L-ряду устанавливают, сравнивая расположение водорода и гидроксила у предпоследнего атома углерода с расположением их у D-или L-глицеринового альдегида.

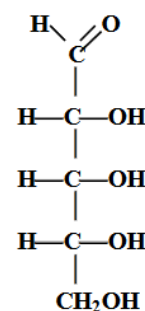
Моносахариды, прежде всего триозы и гексозы, имеют большую роль в важнейших метаболических превращениях в растении. Пентозы также широко распространены в растениях. В отличие от гексоз они почти не встречаются в свободном виде, а являются мономерами полисахаридов – пентозанов, находящихся в оболочках клеток растений. Пентозы входят в состав природных гликозидов, АТФ, нуклеиновых кислот и некоторых коферментов. Наиболее распространенные пентозы растений -L-арабиноза, D-ксилоза, D-рибоза, 2-дезоксирибоза:



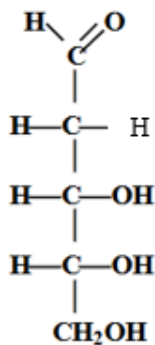
L-арабиноза



D-ксилоза



D-рибоза



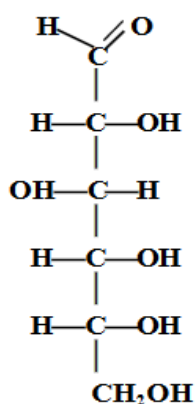
2-дезоксирибоза

**L-арабиноза.** Арабиноза в растениях встречается в L-форме. Она входит в состав более сложных соединений: пентозанов, гемицеллюлоз, пектиновых веществ, гликозидов, растительных камедей (например, вишневого клея).

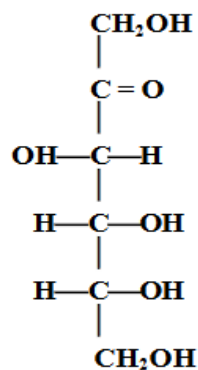
**D-ксилоза** (древесный сахар). Входит в состав пентозанов, которых много в древесине, соломе, отрубях, шелухе подсолнечника. Ксилоза входит в состав некоторых гликозидов. В свободном состоянии она встречается в растениях обычно в небольшом количестве.

**D-рибоза** входит в состав многих биологически активных соединений, играющих важную роль в процессах обмена веществ – РНК, витаминов, коферментов (НАД и ФАД), АТФ. В свободном состоянии в растениях ее мало. Производное рибозы – 2-дезоксирибоза, участвует в построении дезоксирибонуклеиновой кислоты. Спирт рибит, образующийся при восстановлении рибозы, входит в состав витамина В<sub>2</sub>, коферментов флавиномононуклеотида (ФМН) и флавинадениндинуклеотида (ФАД).

К наиболее важным гексозам относятся D-глюкоза и D-фруктоза:



D-глюкоза



D-фруктоза

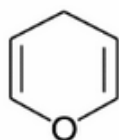
**D-глюкоза**, или виноградный сахар – самая распространенная из моноз в растительном мире. В свободном состоянии вместе с фруктозой глюкоза в большом количестве содержится во многих плодах и ягодах, обуславливая их сладкий вкус, но особенно велика её роль в образовании нерастворимых полисахаридов (крахмал, клетчатка), построенных из молекул D-глюкозы. В связанном виде глюкоза входит в

состав сахарозы и других ди- и трисахаридов, камедей, многочисленных гликозидов, танина и ряда других соединений.

**D-фруктоза.** Фруктоза или фруктовый сахар – наиболее важный представитель кетоз. Содержится в свободном виде во многих плодах, входит в состав сахарозы, раффинозы и некоторых полисахаридов, например, инулина. Смесь равных количеств глюкозы и фруктозы составляют главную часть меда. Фруктоза значительно слаще глюкозы. Если относительную сладость сахарозы принять за 100%, то сладость глюкозы составит 74%, фруктозы – 173%, мальтозы – 32%, лактозы (молочный сахар) – 16%.

Еще два представителя гексоз – манноза и галактоза встречаются в растении главным образом в виде высокомолекулярных полисахаридов – маннанов и галактанов, в большом количестве содержащихся в растениях. Кроме того, манноза в свободном состоянии найдена в кожуре апельсинов, галактоза входит в состав раффинозы и ряда гликозидов. При восстановлении маннозы образуется спирт маннит, широко распространенный в растениях из южных широт, например, в маслинах.

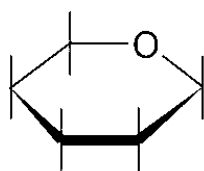
Молекула сахаров может замыкаться в кольцо, т. е. иметь циклическое строение. Так глюкоза может образовать шестичленное кольцо и пятичленное кольцо. В первом случае их называют пиранозами (за сходство с циклическим эфиром пираном), во втором – фуранозами (сходство с пятичленным циклическим эфиром фураном):



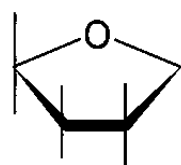
пиран



фуран

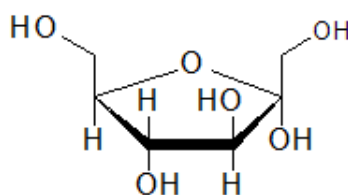


пираноза



фураноза

Альдегидные формы гексоз в водном растворе существуют преимущественно в виде пираноз, фруктоза присутствует в растительных клетках в фуранозной форме:



$\beta$ -D-фруктофураноза

У пентоз также образуются как пиранозные, так и фуранозные формы.

Моносахариды легко окисляются. Продукты окисления зависят от количества кислоты. При слабом окислении в кислой среде, окисляется только альдегидная группа, в результате реакции получают так называемые альдоновые кислоты (из глюкозы образуется глюконовая кислота). В концентрированных кислотах окисляется, и альдегидная группа и первичная спиртовая и образуются двухосновные кислоты – альдаровые (из глюкозы образуется глюкаровая кислота). Если окисляется только первичная спиртовая группа до карбоксильной, то образуются уроновые кислоты (из глюкозы образуется глюкуроновая кислота, часто входящая в гемицеллюлозу).

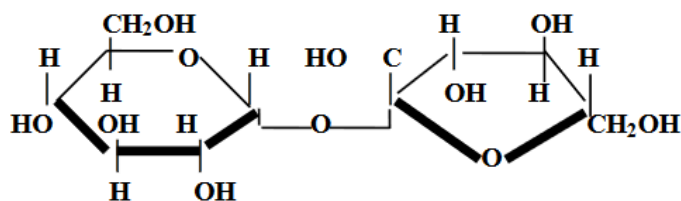
При восстановлении сахаров образуются многоатомные спирты. Например, из глюкозы образуется спирт сорбит, найденный в ягодах рябины, соке вишен, слив, яблок, груш. С кислотами монозы образуют сложные эфиры (моносахара легко фосфорилируются с участием молекулы АТФ, это повышает их реакционную способность). Моносахара со спиртом неуглеводной природы образуют соединения типа простых эфиров – гликозиды. В них, а также в сложных углеводах имеется гликозидная связь. Если в образовании гликозидной связи участвует гликозидный гидроксил (у альдоз он у первого атома углерода, а у кетоз – у второго), то такой сахар – невосстанавливающий, он не восстанавливает жидкость Фелинга до кирпично красной закиси меди. Если гликозидный гидроксил не участвует в образовании гликозидной связи, то такой сахар – восстанавливающий. Все моносахариды восстанавливающие сахара.

### 2.1.2. Олигосахариды.

Олигосахариды – это полимеры, молекулы которых построены из нескольких (от 2 до 10) молекул моносахаридов. В зависимости от числа молекул моносахаридов, которые входят в состав одной молекулы олигосахарида, различают дисахариды, построенные из двух молекул моносахаридов, трисахариды – из трех молекул моносахаридов, тетрасахариды – из четырех молекул моносахаридов и т. д. Все олигосахара дают с водой истинные растворы. Они сладкие на вкус. В твердом виде – кристаллические порошки.

Из дисахаридов в растениях наиболее широко распространена **сахароза** (невосстанавливающий сахар). Ее много в плодах, ягодах, корнеплодах. В наибольшем количестве она накапливается как запасное вещество в корнеплодах сахарной свеклы (14-20%), в соке стеблей сахарного тростника (11-15%). Сахароза является транспортной формой углеводов по ситовидным трубкам.

Молекула сахарозы состоит из  $\alpha$ -D-глюкозы и  $\beta$ -D-фруктозы, соединенных между собой за счет своих гликозидных гидроксильных групп:

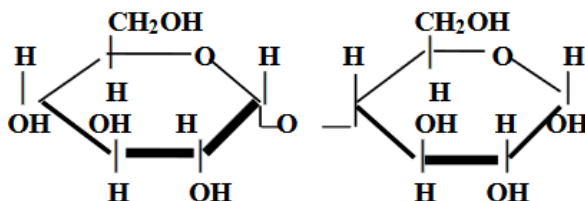


сахароза

Под действием фермента  $\beta$ -фруктофуранозидазы (инвертазы), сахароза гидролизуется до составляющих ее простых сахаров. Этого фермента особенно много в дрожжах и прорастающем зерне. Гидролиз сахарозы может происходить также и при нагревании её растворов в присутствии кислот. Смесь глюкозы и фруктозы, образующаяся при расщеплении сахарозы, называется инвертным сахаром, а сам процесс гидролиза – инверсией.

Из моносахаридов синтезируются не только олиго- и полисахариды, но и гликозиды и многие другие вещества. Пентозы необходимы для синтеза нуклеиновых кислот и некоторых ферментов, АТФ.

Остальные дисахариды в свободном виде встречаются редко. Так, **мальтоза** (восстанавливающий сахар) образуется при расщеплении крахмала под действием амилаз. Она состоит из двух молекул  $\alpha$ -D-глюкозы, которые соединены между собой связью между первым и четвертым атомами углерода (1,4-связь):

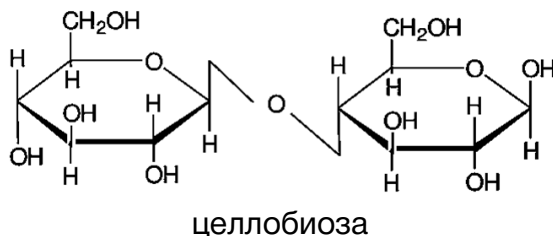


мальтоза

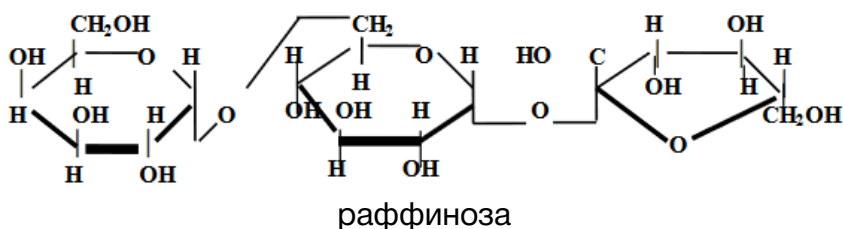
Под действием фермента  $\alpha$ -глюкозидазы или кислот мальтоза расщепляется на две молекулы глюкозы. В свободном состоянии накапливается в прорастающем зерне. Этим ферментам больше всего в солоде, поэтому образующийся под действием солода на крахмал сахар – мальтоза – получил название солодового сахара.

**Целлобиоза** – основная структурная единица, из которой построены молекулы целлюлозы (клетчатки). В свободном состоянии целлобиоза в растениях встречается довольно редко и в небольшом количестве.

Целлобиоза состоит из двух молекул  $\beta$ -D-глюкозы, которые соединены  $\beta$  1,4-связью:



**Рафиноза** содержится во многих растениях, например, в корнеплодах сахарной свеклы. При хранении корнеплодов её количество возрастает. Она в заметных количествах содержится в зародышах зерновых. Так, в сухом веществе пшеничных зародышей находится от 4 до 6,9% рафинозы. Молекула рафинозы состоит из трёх молекул моносахаридов:  $\alpha$ -D-галактозы,  $\alpha$ -D-глюкозы и  $\beta$ -D-фруктозы. Галактоза и глюкоза соединены 1,6-связью, а глюкоза и фруктоза – 1,2-связью (как и в молекуле сахарозы).



Рафиноза не имеет сладкого вкуса.

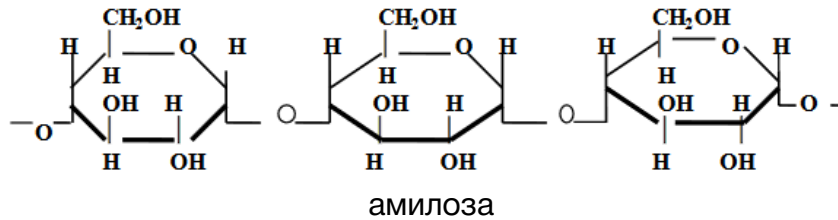
### 2.1.3. Полисахариды

Полисахариды (полиозы) – полимеры, в состав которых входит более 10 моносахаридов. Все полисахариды – невозстанавливающие сахара. Из полисахаридов в растениях наиболее распространены: крахмал, инулин, пектиновые вещества, целлюлоза, глюканы, камеди и слизи. Различают гомополисахариды (гомос – одинаковый), молекула которых построена из одного моносахарида и гетерополисахариды (гетерос – разный) – из нескольких разных.

**Крахмал** – главный полисахарид растений, играющий роль запасного вещества. Особенно много крахмала в зерне злаков (в рисе – 60-80%, в пшенице – 65-70%, в кукурузе – 65-75%, в картофеле (12-20%), в семенах бобовых (кроме сои) – 34-44%. Крахмал – смесь двух полисахаридов: амилозы и амилопектина.

**Амилоза** растворяется в воде без образования клейстера, даёт с йодом синее окрашивание. По химическому строению амилоза представляет собой длинную неразветвленную цепь  $\alpha$ -D-глюкозы, соединенных 1,4-связями:





Молекула амилозы состоит обычно из нескольких сотен глюкозных остатков, и молекулярная масса ее может колебаться в пределах 20 000-500 000.

Молекула амилозы представляет собой не простую нитевидную форму, состоящую из остатков глюкозы, и имеет спиралевидное строение, причем каждый виток спирали состоит из шести последовательных глюкозных колец (рис. 2.1).

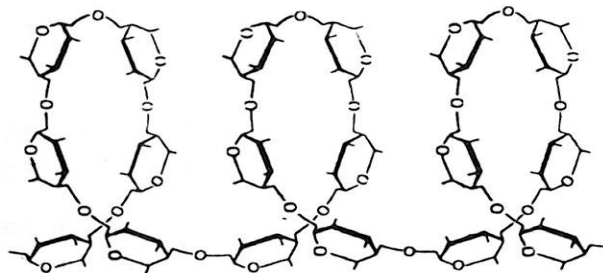
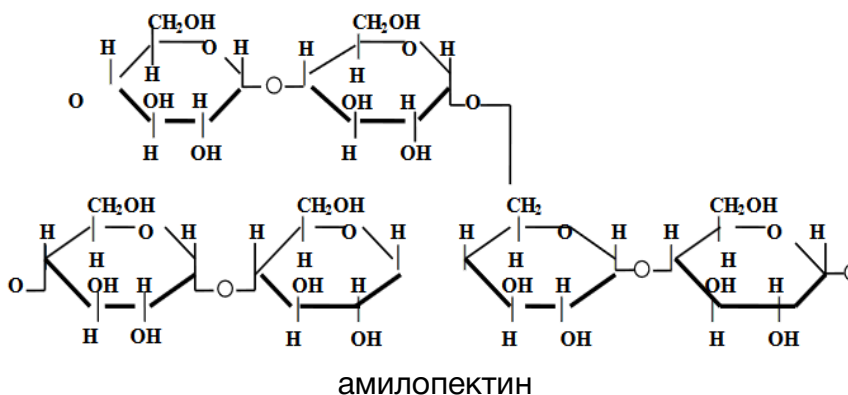


Рис. 2.1 Схема спиралевидного строения молекулы амилозы

**Амилопектин** состоит из цепочек с разветвлениями, которые в холодной воде только набухают, а при нагревании образуются стойкие очень вязкие растворы, дающие йодом сине-фиолетовую окраску. Молекулы глюкозы в неразветвленной части соединены 1,4-связями, в точках ветвления отдельные остатки глюкозы соединены 1,6-связями.



Точки ветвления, которые образуются благодаря возникновению связей 1,6, встречаются в среднем через 12-15 глюкозных остатков. Молекулярная масса амилопектина более высокая, чем амилозы, и обычно достигает 1 000 000.

Соотношение амилозы и амилопектина в крахмале различается по культурам и может изменяться в зависимости от условий выращивания растений в течение вегетационного периода.

В картофельном крахмале содержится 19-22% амилозы и 78-81% амилопектина, в пшеничном и кукурузном, соответственно, 25% и 75%. В некоторых сортах восковидной кукурузы и риса – 100% амилопектина, а в крахмале гороха – 80% амилозы.

В растениях крахмал содержится в виде крахмальных зерен различного размера (от 0,002 до 0,15 мм). Крахмальные зерна напоминают линзы сферической, овальной или неправильной формы с характерной слоистостью. Каждая культура имеет свои характерные для неё форму и размеры крахмальных зерен. Наиболее крупными являются зёрна картофельного крахмала.

**Инулин** – основное запасное вещество растений семейства сложноцветных, колокольчиковых и лилейных. В наибольшем количестве инулин содержится в клубнях георгина (до 12%), в корнях цикория (до 10%), а также в топинамбуре (земляная груша) (16-18%) и в ряде других растений.

Инулин – белый порошок, сладкого вкуса, хорошо растворяется в горячей воде. Его молекулярная масса 5000-6000. Молекула инулина – неразветвленная цепочка, содержащая 35-40 остатков фруктозы и один остаток глюкозы на одном из концов молекулы. При гидролизе инулина образуется около 96% фруктозы и 4% глюкозы.

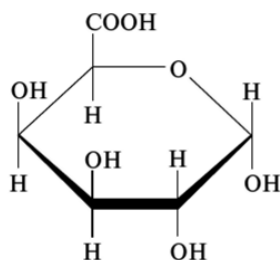
Кроме инулина, в растениях семейств лилейные и мятликовые содержатся и другие низкомолекулярные полисахариды, построенные из 4-30 остатков фруктозы, так называемые полифруктозаны или фруктаны. Они встречаются в листьях, стеблях и семенах и по-видимому играют роль запасных веществ.

**Пектиновые вещества.** Пектиновые вещества – высокомолекулярные соединения, содержащиеся в плодах, корнеплодах, растительных волокнах. В волокнистых растениях пектиновые вещества скрепляют между собой растительные волокна.

В тканях некоторых растений содержание пектиновых веществ достигает 30% сухой массы (например, в белой части кожуры цитрусовых), у других растений – не превышает долей процента.

Основу пектиновых веществ составляют производные галактуроновой кислоты, которая является продуктом окисления группы  $-CH_2OH$  в моносахариде галактозе до  $-COOH$ .

**Галактуроновая кислота.** Молекулы пектиновых веществ представляют собой неразветвленные цепочки из нескольких десятков до сотни молекул галактуроновой кислоты, карбоксильные группы которой связаны с метильными группами эфирными связями (рис. 2.2):



галактуроновая кислота

В растениях пектиновые вещества в большом количестве содержатся в ягодах, фруктах. В клеточных стенках они находятся в виде нерастворимых в воде протопектинов, т. к. связаны с крахмалом, целлюлозой, галактанами, арабанами и др. веществами. При гидролизе протопектинов слабыми растворами кислот или ферментом протопектиназой, при созревании плодов протопектины превращаются в пектины, которые растворяются в воде.

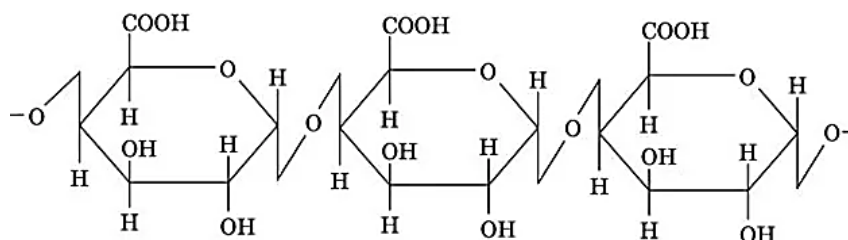
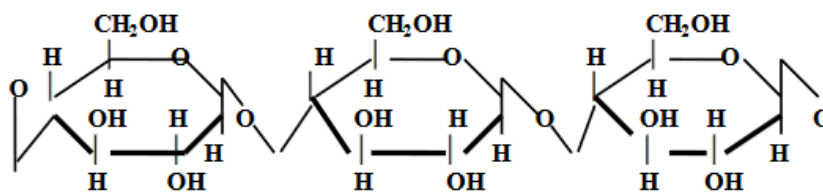


Рис. 2.2 Схема строения части молекулы пектина

**Целлюлоза** (клетчатка). Целлюлоза – главный компонент клеточных стенок. Она является самым распространённым органическим веществом на нашей планете. В ней содержится около 50% органического углерода.

Целлюлозу можно осахарить действием крепких кислот при высоких температурах и давлении. Это используется в кормоприготовлении. Содержание целлюлозы в волосках семян хлопчатника может достигать 97-98%, в стеблях лубяных растений до 75-90%, в древесине и соломе злаков 30-50%.

Каждая молекула целлюлозы представляет собой длинную неразветвленную цепь из более чем тысяч остатков  $\beta$ -D-глюкозы, связанных гликозидной связью между первым и четвертым атомами углерода:



целлюлоза

Нитевидные молекулы за счет водородных связей атомов гидроксильных групп клетчатки и адсорбированных молекул воды соединяются в пучки, называемые мицеллами. В каждую мицеллу входит около 60 молекул клетчатки. Благодаря такой структуре клетчатка – очень прочное соединение, не растворимое в воде и в большинстве других растворителей. Под действием фермента целлюлазы клетчатка распадается на дисахарид целлобиозу. Этот фермент содержится в проросшем зерне, в некоторых бактериях и плесневых грибах.

**Гемицеллюлозы** – большая группа полисахаридов, которые наряду с целлюлозой входят в состав клеточных стенок растений и могут частично использоваться как запасные питательные вещества. Они нерастворимы в воде, но растворяются в щелочных растворах. Сравнительно легко гидролизуются кислотами, образуя моносахара: глюкозу, маннозу, галактозу, фруктозу, арабинозу и ксилозу. В зависимости от вида и органа растений в составе гемицеллюлоз могут преобладать те или иные сахара.

Гемицеллюлозы содержатся в соломе злаков, в кормовых травах, оболочках семян, кукурузных початках, в отрубях, а также их много в древесине (от 10 до 30%).

**Глюканы** – низкомолекулярные полисахариды, построенные из остатков  $\beta$ -D-глюкопиранозы. Содержатся в семенах некоторых растений – ячменя и овса. Они входят в состав клеточных стенок, а также могут служить резервным питательным материалом.

**Камеди и слизи.** Камеди и слизи – вещества способные набухать в воде и образовывать вязкие растворы. Эти вещества выделяются при повреждении некоторых растений, а также содержатся в семенах. Особенно слизей много в семенах льна, ржи, клевера, люцерны и некоторых других растений.

По химическому строению камеди и слизи представляют собой гетерополисахариды различной степени полимеризации. При гидролизе они дают галактозу, маннозу, глюкозу, рамнозу, ксилозу и другие моносахариды. Соотношение между моносахаридами, которые образуются при гидролизе разных камедей и слизей, существенно различается.

#### 2.1.4. Функции углеводов.

Углеводы выполняют в растении разнообразные функции:

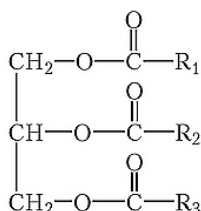
- 1) пластическая. Углеводы служат исходным сырьем для синтеза всех других органических веществ;
- 2) структурная. Эту роль выполняют целлюлоза или клетчатка, пектиновые вещества, гемицеллюлоза – из них построены оболочки растительных клеток;
- 3) защитная. Сахароза у озимых растений является криопротектором (крио-холод, протектор – защитник), т. е. защищает растения от вымерзания;
- 4) запасающая. Углеводы откладываются в запас в виде полисахаридов (крахмал, инулин), дисахарида (сахароза) и моносахаридов (глюкоза и фруктоза);
- 5) энергетическая. Углеводы – основной субстрат дыхания и они определяют энергетическую ценность продукции. При окислении 1 г углеводов выделяется 17 кДж энергии.

## 2.2. Липиды в растительной клетке

### 2.2.1. Строение и физико-химические свойства жиров

Липиды – это группа органических безазотистых веществ, включающая жиры и жироподобные вещества (липоиды). Липиды нерастворимы в воде, но растворяются в липофильных растворителях: бензине, бензоле, эфире, ацетоне, хлороформе.

**Жиры.** По своему химическому строению жиры представляют собой сложные эфиры глицерина и высокомолекулярных жирных кислот (триглицериды), имеющие следующую общую формулу:

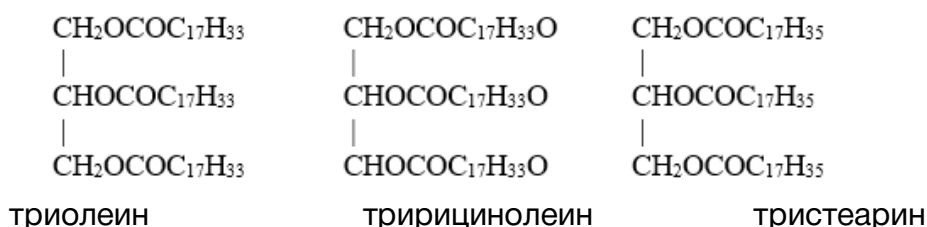


где R<sub>1</sub>, R<sub>2</sub> и R<sub>3</sub> – радикалы жирных кислот.

При синтезе жиров из жирных кислот и глицерина создается сложноэфирная связь и при этом выделяется вода. Жиры различаются между собой жирными кислотами, входящими в молекулу. Жирные кислоты представляют собой неразветвленную углеводородную цепочку с числом атомов углерода от 6 до 22 и карбоксильной группой на конце молекулы. Жиры растительного происхождения называются маслами. В растениях наиболее распространены жиры, включающие жирные кислоты с 16-18 атомами углерода. Это ненасыщенные жирные кислоты – олеиновая (CH<sub>3</sub>–(CH<sub>2</sub>)<sub>7</sub>–CH=CH–(CH<sub>2</sub>)<sub>7</sub>–COOH) с одной двойной связью, линолевая (CH<sub>3</sub>–(CH<sub>2</sub>)<sub>4</sub>–CH=CH–CH<sub>2</sub>–CH=CH–(CH<sub>2</sub>)<sub>7</sub>–COOH) с двумя двойными связями и линоленовая (CH<sub>3</sub>–CH<sub>2</sub>–CH=CH–CH<sub>2</sub>–CH=CH–CH<sub>2</sub>–CH=CH–(CH<sub>2</sub>)<sub>7</sub>–COOH) с тремя двойными связями и насыщенные жирные кислоты – пальмитиновая (CH<sub>3</sub>(CH<sub>2</sub>)<sub>14</sub>COOH) и стеариновая (CH<sub>3</sub>(CH<sub>2</sub>)<sub>16</sub>COOH), в которых двойных и тройных связей нет.

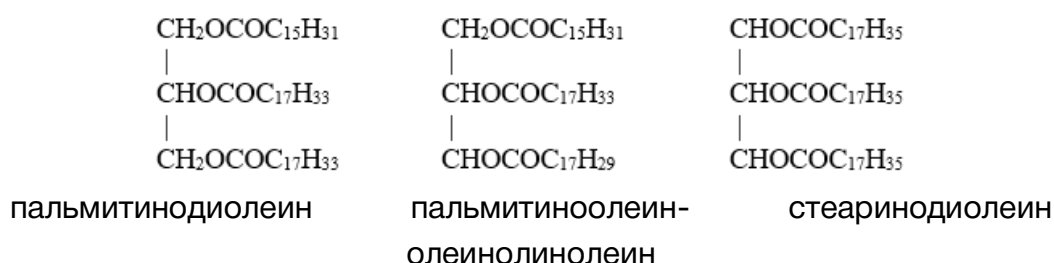
Олеиновая и линолевая кислоты суммарно составляют более 60% всех жирных кислот, входящих в состав растительных масел. В некоторых маслах в больших количествах содержатся «редкие» жирные кислоты. Например, в касторовом масле, получаемом из семян клещевины, накапливается много рацинолевой кислоты, в масле из семян растений семейства Капустные много эруковой кислоты.

Растительные жиры могут быть однокислотные и разнокислотные. Однокислотными называют триглицериды, в состав которых входят какая-либо одна кислота, например, олеиновая, рацинолевая или стеариновая:



Однако такие однокислотные триглицериды в составе жиров встречаются редко, лишь в немногих растительных маслах. Например, в оливковом масле 80% общего количества жирных кислот приходится на олеиновую кислоту.

Большинство растительных масел состоит из смеси разнокислотных триглицеридов. Например, пальмитинодиолеин и пальмитиноолеинолеин, содержащиеся в масле льна, пальмитиностеаринолеин и стеаринодиолеин, содержащиеся во многих жирах, и т. д.



Известно свыше 1500 различных жиров, различающиеся по составу жирных кислот и образуемых ими триглицеридов. В состав большинства жиров входит по 5-6 различных жирных кислот, образующих по несколько десятков триглицеридов.

Состав жирных кислот, входящих в масло, довольно постоянен для каждого вида растения. Близкие между собой виды имеют сходный состав масла. Однако количество и состав кислот в масле в зависимости от условий выращивания растений могут изменяться.

Жиры различаются по температуре плавления, которая зависит от преобладания в жире тех или иных жирных кислот. Причем, чем больше ненасыщенных жирных кислот в составе жира, тем ниже температура его плавления. В растительных жирах (маслах) преобладают ненасыщенные жирные кислоты, поэтому они в обычных условиях жидкие.

Растительные масла, получаемые из семян, не являются чистыми триглицериды, а всегда содержат некоторое количество примесей. В масле обычно содержится 95-98% триглицеридов, 1-2% свободных жирных кислот, до 1-2% фосфоглицеридов, 0,3-0,5% стероидов, а также каротиноиды и витамины. Пигменты, содержащиеся в жирах, обуславливают их окраску. Большинство растительных жиров имеет желтоватый цвет в связи с наличием в них каротиноидов. Конопляное масло, имеющее в своем составе хлорофилл, окрашено в зеленоватый цвет.

Свойства жира характеризуются числами: кислотным числом, йодным числом, числом омыления и перекисным числом.

**Кислотное число** – количество миллиграммов едкого кали (KOH) необходимое для нейтрализации свободных жирных кислот в 1 г жира. Жиры содержат незначительное количество свободных жирных кислот. При хранении и в процессе прорастания семян содержание их может значительно повышаться в результате гидролиза жиров.

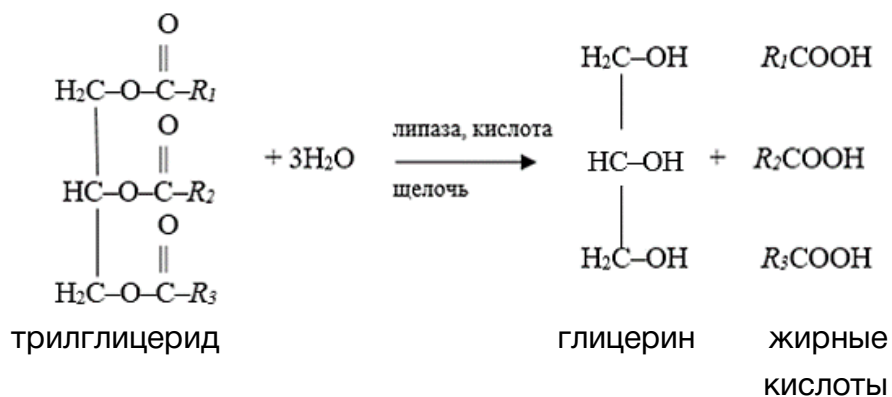
**Число омыления** – количество миллиграммов едкого кали необходимого для нейтрализации свободных и связанных жирных кислот после полного гидролиза жира. Число омыления характеризует среднюю величину молекулярной массы триглицеридов, которые входят в состав жиров. Так для нейтрализации одной жирной кислоты молекуле жира требуется одна молекула щелочи и чем меньше масса молекул, тем их больше будет в 1 г жира.

**Йодное число** – количество граммов галогена в пересчете на йод, способное присоединяться к 100 г жира. Этот показатель характеризует степень ненасыщенности жира. Чем выше в жире содержание ненасыщенных жирных кислот, тем выше йодное число.

Йодные числа большинства растительных жиров колеблются в пределах 120-160.

Чем выше йодное число, тем более жидкие жиры, т. е. плавятся при достаточно низкой температуре, и тем скорее они окисляются, так как жирные кислоты легче всего окисляются по месту двойных связей.

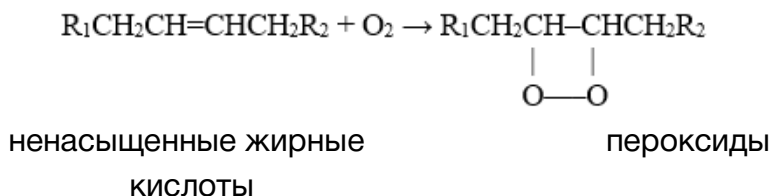
Под действием кислот, щелочей или фермента липазы происходит расщепление сложноэфирной связи у триглицеридов с присоединением воды, т. е. идет омыление жира, которое сопровождается образованием свободного глицерина и жирных кислот:



В растениях расщепление жиров под действием фермента липазы происходит при прорастании семян.

Жиры под действием кислорода воздуха и при участии ряда ферментов приобретают горьковатый вкус и специфический запах – портятся, прогоркают.

При прогоркании, во-первых, происходит окисление путем присоединения кислорода по месту двойных связей ненасыщенных жирных кислот с образованием перекисей:



Образовавшиеся перекиси подвергаются затем разложению с образованием альдегидов и кетонов, которые обладают неприятным вкусом и запахом.

**Перекисное число** – это количество грамм йода, выделенного из йодида калия перекисными соединениями, содержащимися в 100 г жира.

Под действие кислорода происходит и высыхание жиров, которое заключается в их окислении, с образованием воды, углекислоты, летучих альдегидов и низкомолекулярных кислот. Окисляющийся жир постепенно густеет и покрывается тонкой эластичной пленкой.

По величине йодного числа растительные масла делят на высыхающие с йодным числом 130 и выше (льняное, конопляное, тунговое, перилловое), полувсыхающее и невысыхающие с йодным числом меньше 85 (касторовое, арахисовое). Высыхающие и некоторые полувсыхающие масла, имеющие промежуточные йодные числа (рапсовое, рыжиковое) используются в олифование, лакокрасочном производстве, при изготовлении клеёнки и линолеума. Невысыхающие находят применение в технике. Часть из них, как и полувсыхающие, идут в пищу и применяются в пищевой промышленности. Следует заметить, что чем больше йодное число масла, тем выше его биологическая ценность, но тем легче оно окисляется при хранении и при использовании его в пищевых производствах, связанных с термическими воздействиями на масло.

Следует отметить, что наиболее подвержено колебаниям кислотное число, величина которого связана с условиями созревания и хранения семян. У свежего растительного масла, полученного из полностью вызревших семян, оно находится на самом низком уровне.

### 2.2.2. Жироподобные вещества.

Жироподобные вещества (липоиды) также, как и жиры гидрофобные. Они отличаются от жиров большей реакционной способностью и физиологической активностью. К липоидам относятся: собственно, липоиды (фосфолипиды, гликолипиды), воска, стероиды, каротиноиды, жирорастворимые витамины: А, Д, Е, К, F.

**Липоиды** – это производные глицерина, у которых один, реже два, атома водорода гидроксильная группа заменены не жирной кислотой, а каким-либо другим веществом. Например, у фосфолипидов таким веществом может быть остаток фосфорной кислоты, к которому, в свою очередь, могут присоединяться другие соединения: холин, коламин, аминокислота серин, спирт инозит.

Особенностью строения молекулы фосфолипидов является то, что одна часть молекулы (остатки жирных кислот) обладает выраженными гидрофобными, а другая гидрофильными свойствами. Такая полярность молекулы липоидов позволяет ей образовывать комплексы как с гидрофобными, так и с гидрофильными веществами, что



важно при построении мембран. Причем в них молекулы фосфолипидов соединены между собой гидрофобными концами (рис. 2.2).

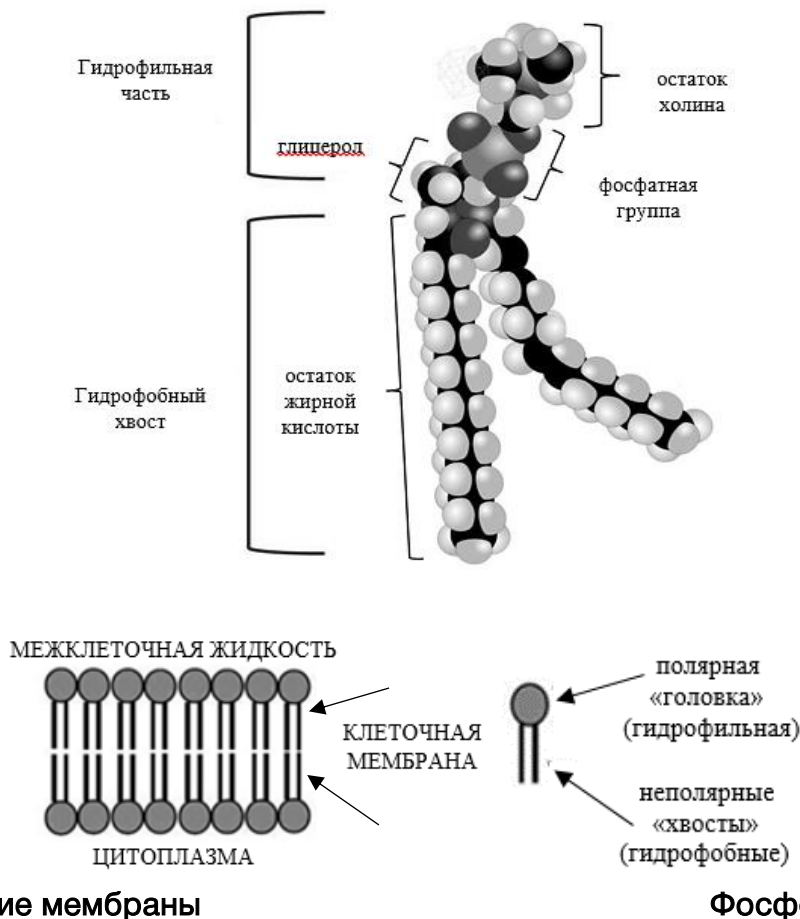


Рис. 2.2 Строение молекулы фосфолипидов

Значительная часть фосфолипидов содержится в виде так называемых липопротеидов, представляющих собой соединения липидов с белками. Они в составе мембран и откладываются в запас: их много (1-2%) в семенах масличных и бобовых культур. Липопротеиды повышают кормовые и питательные качества растительной продукции.

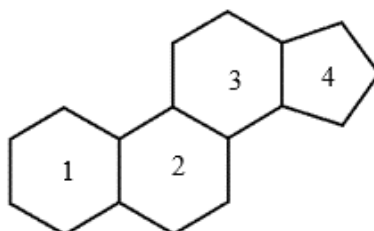
В растениях, особенно в хлоропластах зеленых листьев, широко распространены гликолипиды, в которых остаток глицерина соединен с сахаром и двумя жирными кислотами. Из них наиболее важное значение имеют галактолипиды, где к глицерину гликозидной связью присоединены одна, реже две, молекулы галактозы.

**Воска** – сложные эфиры жирных кислот с одноатомными спиртами жирного, реже ароматического ряда. Часто жирные кислоты, входящие в воска, имеют очень большое количество углеводородных группировок (24-29). При обычной температуре воска – твёрдые вещества. Воска, располагаясь на поверхности листьев, плодов, стеблей тонким слоем предохраняют их от поражения болезнями, повреждения вредителями и излишнего испарения воды, т. е. играют защитную функцию.

На поверхности листьев некоторых тропических пальм слой воска может достигать 3-5 мм, и с одного дерева можно получить несколько килограммов этого вещества.

В семенах воска мало. Например, в оболочках семян подсолнечника содержится 0,2%, в семенах льна – 0,03%, в семенах сои – около 0,01%.

**Стероиды** – производные циклопентанопергидрофенантрена в основе строения которого лежит следующая структура:



К стероидам относятся: стероидные гликозиды, алкалоиды и сапонины. Они широко распространены в природе и играют важную физиологическую роль в растениях. Обладая ядовитыми свойствами или горьким, едким вкусом они предохраняют растения или их органы от поедания животными. Содержание стероидов на сухое вещество невелико – около 0,05-0,18%. В пшеничном зерне их содержится от 0,03 до 0,07%; в зерне кукурузы, отличающемся высоким содержанием жира, – от 1,0 до 1,3%.

**Каротиноиды** – желтые и красные пигменты, построенные из восьми остатков изопрена. К этой группе ненасыщенных углеводородов терпенового характера по химическому строению и физико-химическим свойствам близки также многие пигменты, содержащие кислород. Наиболее известными каротиноидами являются каротин – пигмент, придающий специфическую окраску корнеплодам моркови, а также ксантофилл – желтый пигмент, содержащийся наряду с каротином в зеленых частях растений. Окраска семян желтой кукурузы зависит от содержащихся в них каротиноидов и каротина: цеаксантина и криптоксантина. Окраска плодов томата обусловлена каротиноидом ликопином. Каротиноиды играют большую роль в обмене веществ у растений: участвуют в фотосинтезе, защищают хлорофилл от разрушения, выполняя функцию антиоксидантов – протекторов от действия свободных радикалов.

### 2.2.3. Функции липидов в растениях.

Функции этих соединений важны и разнообразны:

1) Энергетическая – являются энергетическим материалом организма. Эту функцию в растениях выполняют жиры. При окислении 1 г жира выделяется 39 кДж энергии, что в два раза больше, чем при расщеплении 1 г углеводов.

2) Структурная – эту функцию выполняют прежде всего фосфолипиды, которые в комплексе с белками образуют липопротеидные мембраны, регулирующие поступление разнообразных веществ в клетку и в её органеллы. Липопротеиды

создают основу мембранных органоидов клетки (ядра, пластид, митохондрий, аппарата Гольджи, эндоплазматической сети). Биологически активные липиды, имеющие витаминную и провитаминную активность – каротиноиды, также могут выполнять структурную функцию. Структурные липиды содержатся во всех органах и тканях растений в постоянных, но значительно меньших количествах, чем запасные жиры. Например, содержание фосфолипидов в клетках обычно составляет 0,1-0,5% сырого веса. Содержание структурных липидов в маслах, извлекаемых из масличных семян, составляет 3-5%.

3) Защитная – образуют химически инертные структуры покровных тканей семян и плодов, защищая их от избыточного испарения и проникновения микроорганизмов. Эту функцию выполняют воска и их производные.

4) Запасающая – запасной жир откладывается в определенных органах растений, чаще всего в семенах, и используется затем в качестве энергетического и строительного материала при прорастании семян. Содержание запасного жира в семенах зерновых культур составляет 2-3%, а в семенах масличных культур – 20-30% и более.

### Контрольные вопросы

1. Какие вещества растительных тканей относятся к липидам? Что их объединяет?
2. Какие функции выполняют липиды в растениях?
3. Каково общее строение нейтральных жиров? Назовите жирные кислоты, наиболее часто встречающиеся в составе масел растений северных и средних широт.
4. Что характеризует кислотное число растительных масел? Как оно меняется при созревании и хранении масличных семян?
5. Что характеризует йодное число растительных масел? Как оно меняется при созревании и хранении масличных семян?
6. Как происходит процесс прогоркания растительных масел? 7. Каково строение и функции растительных восков?
8. Каково общее строение и функции фосфолипидов? Назовите наиболее распространенные фосфолипиды растений.
9. Каково общее строение и функции стероидов в растениях?
10. Какие вещества растений относятся к терпенам?
11. Приведите примеры растительных веществ, относящихся к терпенам.

## 3. ВИТАМИНЫ И ВЕЩЕСТВА ВТОРИЧНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

### 3.1. Витамины и их значение в жизни организмов

Витамины составляют группу низкомолекулярных органических веществ разнообразных по химическому строению и физико-химическим свойствам, жизненно необходимые для любого организма.

Витамины биологически активны в небольших количествах (общим количеством 0,1-0,2 г) на всех этапах совокупности биологических процессов – биологического обмена веществ (метаболизма) живого организма, т. к. витамины часто входят в состав ферментов, являясь частью их коферментов. Например, витамин В<sub>2</sub> входит в состав ФАД (флавинадениндинуклеотид) и ФМН (флавиномононуклеотид), витамин РР в НАД и НАДФ и др. Нехватка ферментов – это нарушение биохимических реакций и соответственно физиологических процессов. Кроме того, витамины вместе с другими антиоксидантами, вырабатываемыми в организме, защищают его от разрушительного действия атомарного кислорода. Следует отметить, что витамины не являются материалом для биосинтеза других веществ или источником энергии для организмов.

Недостаток или нарушение ассимиляции витаминов приводит к развитию патологических процессов в виде гиповитаминозов (болезни в результате длительного недостатка) и авитаминозов (болезни в результате отсутствия витаминов). Человек и животные не могут синтезировать витамины и получают их в основном с растительной пищей и кормом, соответственно.

Растения нуждаются в тех же витаминах, что и животные, и человек. Авитаминозов у них не бывает, так как растения сами синтезируют все необходимые витамины, в нужных количествах.

Витамины открыл русский ученый Н. И. Лунин в 1880 году. Их изучали нидерландский врач Х. Эйкман и польский ученый К. Функ. Последний дал им соответствующее название: вита – жизнь, амины – содержащие аминокруппу, т. к. изученные им витамины содержали азот.

В настоящее время известно более 40 витаминов. Их делят на водо- и жирорастворимые. К водорастворимым витаминам относятся витамины С, В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, В<sub>3</sub> (РР), В<sub>6</sub>, В<sub>12</sub>, В<sub>15</sub>, цитрин, пантотеновая кислота, биотин, инозит, парааминобензойная кислота (В<sub>10</sub>), фолиевая кислота (В<sub>9</sub>), s-метилметионин; к жирорастворимым – А, D, Е, F, К. Деление витаминов по растворимости имеет практическое значение. Например, витамин А, усваивается организмом человека и животных только в присутствии жиров. Поэтому морковь, богатую этим провитамином (каротином), лучше употреблять в пищу и скармливать скоту с добавками растительного масла.

Все витамины обладают значительной термостабильностью, за исключением аскорбиновой кислоты, которая при нагревании в присутствии кислорода разрушается.

Потребность организма человека в витаминах невелика, от десятых – сотых долей мг, до десятков мг, реже до 70-100 мг. Растения могут быть источниками витаминов или их предшественников. Например, витамин А, в растениях отсутствует, но есть его предшественник – пигмент каротин. Из одной молекулы каротина в желудке человека и животных образуются 2 молекулы витамина А.

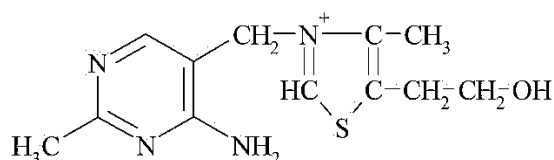
От содержания каротина зависит качество зелёных кормов. Так сено бобовых культур первого класса должно содержать не менее 30, а злаковых 20 мг на 1 кг растительной продукции. Жвачные животные получают некоторые витамины за счет синтеза их микроорганизмами в рубце желудка. Комбикорма для свиней и птиц должны содержать необходимое количество всех витаминов.

Содержание витаминов в сельскохозяйственной продукции во многом зависит от культуры, сорта, условий выращивания и способов переработки продукции.

### *3.2. Водорастворимые витамины*

Витамины В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, В<sub>3</sub> (РР), В<sub>5</sub>, В<sub>6</sub>, В<sub>9</sub>, В<sub>12</sub>, В<sub>15</sub>, объединены в так называемую группу В. Молекулы всех этих витаминов содержат атом азота. Кроме того, все они входят в состав коферментов, чаще всего окислительно-восстановительных ферментов.

**Витамин В<sub>1</sub>** (тиамин). Молекула тиамина содержит остатки двух компонентов – производного пиримидина и производные тиазола, в состав которого входит атом серы:



Тиамин входит в состав фермента пируватдекарбоксилазы и играет важную роль в процессах превращения углеводов в организме животных, растений и микроорганизмов. Этот фермент расщепляет пировиноградную кислоту – промежуточный продукт преобразования глюкозы при дыхании в клетке. Без тиаминного расщепления пировиноградной кислоты затормаживается и происходит ее накопление в тканях. Недостаток тиаминного приводит прежде всего к нарушениям углеводного обмена. При небольшой недостаточности витамина В<sub>1</sub> наблюдается быстрая утомляемость, потеря аппетита, судороги; при более сильном авитаминозе начинается поражение нервной системы, приводящее к атрофии мышц и параличам. Проявляются все характерные признаки полиневрита. Болезнь излечивается после введения тиаминного.

Тиамин обладает стойкостью к воздействию многих факторов внешней среды. Под влиянием света и кислорода воздуха не разрушается и не окисляется, мало разрушается при действии высоких температур и в кислой среде. При нагревании в нейтральной и особенно щелочной среде легко разрушается.

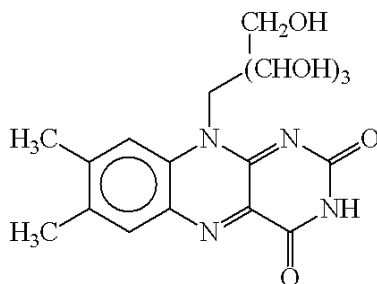
Тиамин образуется только в растениях и некоторых микроорганизмах. Синтез его идет на свету.

В течение вегетационного периода содержание тиамин в листьях растений изменяется. В молодых растениях много тиамин. А после цветения его содержание в листьях снижается. При созревании, в частности семян зерновых культур, происходит отток витамина В<sub>1</sub> из листьев и стеблей в семена.

Суточная потребность человека в тиамине 2-3 мг. Она удовлетворяется в основном за счет растительной пищи. Основной источник тиамин – пшеничный и особенно ржаной хлеб.

Среднее содержание тиамин в пищевых продуктах растительного происхождения следующее (в мг на 100 г): в зерне ржи – 0,5, в зерне пшеницы – 0,5, в хлебе пшеничном белом – 0,1, в хлебе ржаном – 0,3, в пшеничных отрубях – 1,0-1,5, в клубнях картофеля – 0,1, в кочане капусты – 0,06, в листьях салата – 0,04, в ягодах и фруктах – 0,02-0,06, в дрожжах сухих пивных – 5,0.

**Витамин В<sub>2</sub>** (рибофлавин) – оранжево-желтое кристаллическое вещество. По химической природе витамин В<sub>2</sub> – азотистое основание 6,7-диметилизоаллоксазин, соединенное с остатками пяти углеродного спирта рибита:



В соединении с фосфорной кислотой рибофлавин входит в состав флавиновых ферментов: флавинмононуклеотид (ФМН) и флавинадениндинауклеотид (ФАД). С участием флавиновых ферментов происходит окисление аминокислот, органических кислот и других соединений, а также перенос водорода от восстановителей НАД·Н и НАДФ·Н на цитохромную систему в процессе дыхания. Поэтому нарушения, возникающие в обмене веществ при недостатке витамина В<sub>2</sub> объясняются недостаточной скоростью окислительно-восстановительных процессов в организмах.

Внешним признаком недостатка витамина В<sub>2</sub> у человека является воспалительное поражение слизистых оболочек ротовой полости и губ, а также прилежащих участков кожи, которое приводит к образованию поверхностных трещин. Важным признаком авитаминоза В<sub>2</sub> следует признать заболевание глаз: вначале отмечается легкая утомляемость их, а затем воспаление глазного яблока.

Витамин В<sub>2</sub> синтезируется только в растениях и некоторых микроорганизмах. Больше всего этого витамина в молодых, сильно развивающихся органах растений.

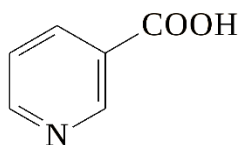
Существенное влияние на содержание витамина В<sub>2</sub> в растениях оказывают условия питания. Особенно заметно падает содержание рибофлавина при недостатке азота.

Рибофлавин устойчив к высокой температуре, но легко разрушается на свету. Суточная потребность человека в рибофлавине 2-4 мг.

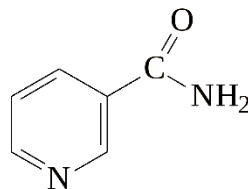
Основные источники рибофлавина в пище человека – мясные и рыбные продукты, молоко, зеленые овощи. Сельскохозяйственные животные получают значительное количество витамина В<sub>2</sub> с грубыми кормами и отрубями. Среднее содержание рибофлавина в различных продуктах следующее (мг на 100 г): в говядине – 0,2, в баранине и свинине – 0,15, в печени говяжьей – 1,6, в рыбе – 0,4, в молоке – 0,1-0,2, в овощах – 0,03-0,10, в пшенице – 0,2, в пшеничных отрубях – 0,5, в дрожжах пивных – 4,0.

Эффективное усвоение рибофлавина происходит при достаточном содержании белка и витамина С в рационе питания.

**Витамин В<sub>3</sub> (РР)** (никотиновая кислота). Биологической активностью обладает как никотиновая кислота, так и ее амид – никотинамид:



пиридин-3-карбоновая  
(никотиновая) кислота



никотинамид

Никотинамид входит в НАД (никотинамидаденин динуклеотид) и в НАДФ (никотинамидадениндинуклеотидфосфат), являющихся часто составной частью ферментов – пиридиновых дегидрогеназ, участвующих в переносе водорода. Он обладает высокой устойчивостью к воздействию факторов внешней среды – не разрушается под действием высоких температур, солнечного света, кислорода и щелочных растворов.

Известно свыше 150 различных ферментов, в состав которых входит амид никотиновой кислоты. Таким образом, при недостатке никотиновой кислоты задерживается образование большой группы ферментов, катализирующих окислительно-восстановительные реакции в организмах.

При недостатке в пище витамина РР у человека и некоторых животных развивается пеллагра. Заболевание начинается с явлений общей слабости и усталости, а затем появляется типичный для пеллагры дерматит (воспаление кожи), который локализуется симметрично на правой и левой кистях рук, на правой и

левой щеке. Наблюдаются также расстройства нервной деятельности. При введении в организм никотиновой кислоты пеллагра излечивается.

Витамин РР синтезируется в растениях и некоторых микроорганизмах. В растениях существенна роль никотиновой кислоты в белковом обмене: она влияет на накопление в них азота и на фракционный состав белков листьев и зерна.

Интенсивный синтез никотиновой кислоты в растениях начинается одновременно с прорастанием семян. Синтез никотиновой кислоты в растениях усиливается на свету.

Суточная потребность человека и животных в витамине РР 15-25 мг. Содержание никотиновой кислоты в различных продуктах следующее (в мг на 100 г): в зерне пшеницы – 5-7, в пшеничных отрубях – 15-30, в рисовых отрубях – до 150, в белом хлебе – 1, в горохе – 2, в картофеле – 1, в овощах, в фруктах – 0,2-0,5, в дрожжах – 20-100, в молоке – 0,1.

**Витамин В<sub>6</sub>** (пиридоксин) – кристаллическое соединение, хорошо растворимое в воде и спирте. Пиридоксин следует рассматривать как провитамин В<sub>6</sub>. Так как он проявляет свои витаминные свойства не непосредственно, а превращаясь в организме в пиридоксаль или пиридоксамин:



Этот витамин играет важную роль в метаболизме, особенно в азотном обмене. Пиридоксин входит в состав ряда ферментов, катализирующих реакции превращения аминокислот. Он отвечает за синтез глутаминовой кислоты, необходимой для нормальной деятельности центральной нервной системы, а в растениях глутаминовая кислота важна в усвоении аммиачной формы азота. При недостатке витамина В<sub>6</sub> тормозятся многие процессы обмена аминокислот и белков. Так, в растениях наблюдаются нарушения азотного обмена, у человека – нервные расстройства и дерматиты (воспалительные процессы кожи).

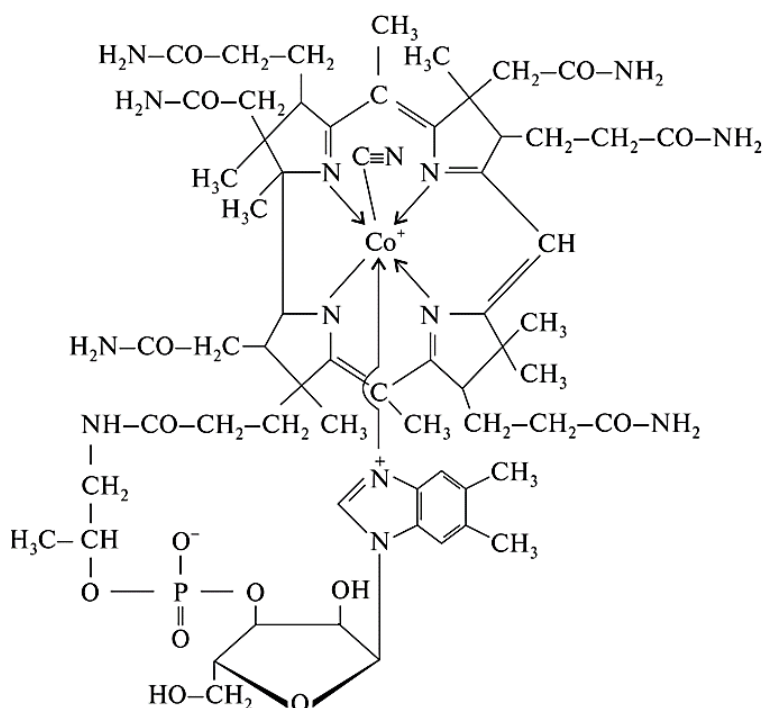
Витамин В<sub>6</sub> синтезируется в растениях и некоторых микроорганизмах. Освещение ускоряет образование пиридоксина.

Суточная потребность человека в витамине В<sub>6</sub> – 2-4 мг. Жвачные животные не нуждаются в нем, так как многочисленные микроорганизмы их желудочно-кишечного тракта синтезируют достаточное количество витамина В<sub>6</sub>. Содержание пиридоксина в различных продуктах следующее (в мг на 100 г): в мясе – 0,5-0,7, в зерне пшеницы – 0,4-0,5, в отрубях пшеничных – 1,5-2,0, в картофеле – 0,2, в моркови – 0,1, в дрожжах – 2,5-5,5.



**Витамин В<sub>12</sub>** (цианокобаламин). Этот витамин получил свое название в связи с тем, что в состав его входят аминные группы, цианогруппы и атом кобальта. Это единственный витамин, содержащий металл в молекуле.

Структурная формула цианокобаламина:



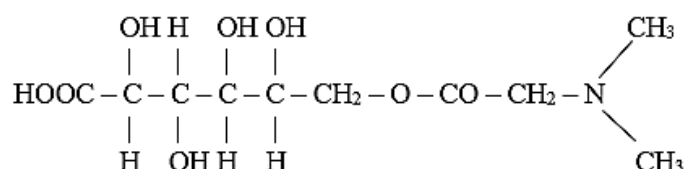
При недостатке витамина В<sub>12</sub> или его отсутствии у животных развиваются различные формы анемии, ухудшается усвоение пищи, нарушается обмен белков, липидов, углеводов. Этот витамин интенсивно действует на органы кроветворения, стимулирует образование крови в костном мозге. Кроме того, витамин В<sub>12</sub> улучшает усвоение белков в организме, принимает участие в биосинтезе биологически активных соединений, содержащих метильные группы, в восстановлении дисульфидных соединений с образованием веществ, содержащих –SH группы, в синтезе ряда аминокислот и нуклеиновых кислот.

При нормальных условиях питания в желудочно-кишечном тракте животных благодаря деятельности микроорганизмов синтезируется достаточное количество витамина В<sub>12</sub>. Однако в районах, где в почвах мало кобальта, растения также содержат недостаточное количество этого элемента. Поэтому животные, питающиеся растительной пищей, испытывают недостаток кобальта для образования в их организмах необходимого количества витамина В<sub>12</sub>. В этих районах следует применять кобальтовые удобрения и вводить животным препараты витамина В<sub>12</sub>. Человек удовлетворяет свою потребность в витамине В<sub>12</sub> в основном за счет мяса, яиц, молока, а частично благодаря синтезу этого витамина микроорганизмами кишечника.

Витамин В<sub>12</sub> – один из немногих витаминов, который почти не образуется в растениях. Он обнаружен лишь в ограниченном числе видов растений, и содержание его в них в сотни раз ниже, чем в продуктах животного происхождения.

Суточная потребность человека в цианокобаламине около 10 мкг. При малокровии эта доза должна быть значительно увеличена. Значительно много этого витамина в печени и почках – 40-50 мкг на 100 г.

**Витамин В<sub>15</sub>** (пангамовая кислота) по химическому строению представляет собой эфир D-глюконовой кислоты и диметиламиноуксусной кислоты:



В процессах обмена веществ пангамовая кислота участвует как донор метильных групп. Показано ее участие в биосинтезе холина, метионина, стероидных гормонов.

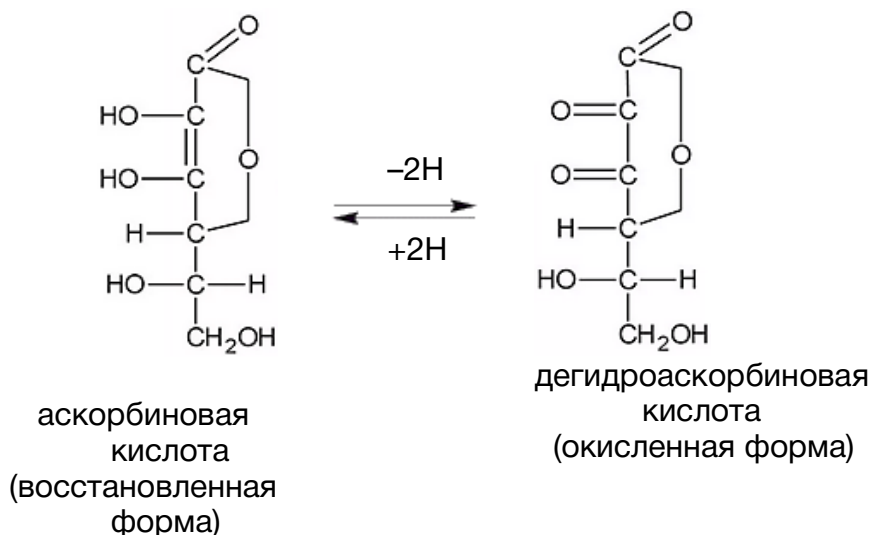
Препараты пангамовой кислоты применяют для лечения болезней печени, а также сердечно-сосудистых и ревматических заболеваний.

Пангамовая кислота синтезируется в растениях и микроорганизмах.

Суточная потребность человека в витамине В<sub>15</sub> около 2 мг. В наибольшем количестве этот витамин содержится в семенах растений, а также в дрожжах.

**Витамин С** (аскорбиновая кислота) – белое кристаллическое вещество, хорошо растворимое в воде, имеет кислый вкус. Аскорбиновая кислота хорошо сохраняется в кислой среде, а в щелочной быстро разрушается. Также легко разрушается в водных растворах, особенно в присутствии кислорода, света и следов меди или железа.

При отщеплении от аскорбиновой кислоты двух водородных атомов она превращается в дегидроформу. Этим объясняется ее активное участие в окислительно-восстановительных реакциях дыхания:



Витамин С является антиоксидантом, т. е. защищает клетки от действия свободных радикалов.

Аскорбиновая кислота обеспечивает высокий уровень защитных сил против болезнетворных микробов. Повышает сопротивляемость организма к нервно-психическим нагрузкам, при простудах. В условиях большого дефицита или полного отсутствия витамина С в продуктах питания развивается авитаминоз – цинга. При этом заболевании наблюдается сильная утомляемость, головная боль, потеря аппетита, кровоизлияния в сосудах, расшатывание зубов. Для предупреждения цинги человек должен получать в сутки 50-100 мг аскорбиновой кислоты.

Аскорбиновая кислота в растениях образуется из углеводов. Количество витамина С в листьях растений достигает максимума в фазе цветения, а затем резко снижается. В зрелых зернах злаковых культур аскорбиновой кислоты нет. Прорастание семян сопровождается интенсивным накоплением аскорбиновой кислоты, как в темноте, так и на свету. Поэтому она и содержится в больших количествах в проростках и в солоде.

При прорастании зерна пшеницы в нем обнаруживается следующее количество аскорбиновой кислоты (мкг/г): через 1 сут. – нет; через 3 сут. – 91; через 4 сут. – 166.

Семядоли прорастающих семян гороха и фасоли способны синтезировать аскорбиновую кислоту.

Больше всего витамина С в зеленых растениях, свежих овощах и фруктах. Содержание витамина С в некоторых плодах и овощах следующее (в мг на 100 г): в картофеле – 10-20, в яблоках – 5-30, в капусте белокочанной – 10-40, в вишне – 5-15, в капусте цветной – 50-150, в винограде – 0-5, в моркови – 5-10, в смородине черной – 100-400, в томатах – 20-40, в лимоне – 40-60, в луке репчатом – 5-20, в шиповнике – 1000-4000, в луке зеленом – 40-60, в зерне злаков – 0.

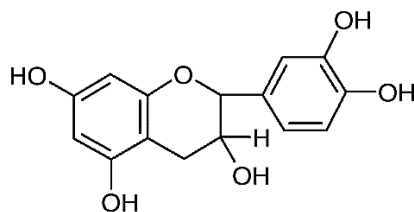
При хранении плодов и овощей содержание аскорбиновой кислоты понижается; значительная часть ее разрушается при варке пищи.

Накопление аскорбиновой кислоты в растениях в сильной степени зависит от условий их выращивания. В листьях, стеблях, плодах растений, выращенных в северных районах, витамина С значительно больше, чем в растениях, возделываемых на юге.

Суточная потребность человека в аскорбиновой кислоте составляет 50-100 мг в зависимости от возраста, пола, состояния здоровья и трудовой деятельности.

**Витамин Р** (цитрин) – это группа веществ, близких по химической структуре. В основе всех их лежит молекула флавона. К этим веществам относятся флавоноидные соединения, которые содержатся в растениях в свободном состоянии или в виде гликозидов, т. е. соединений, построенных из остатков моносахаридов, связанных с каким-либо веществом неуглеводной природы.

Из флавоноидных соединений, содержащихся в растениях в свободном состоянии, наибольшей Р-витаминной активностью обладают катехины:

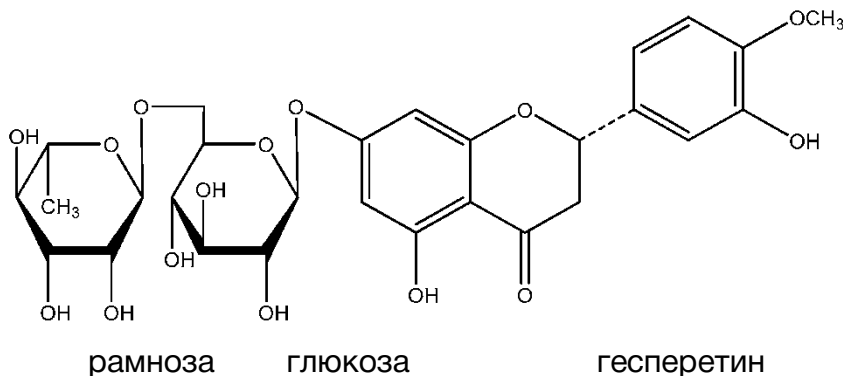


Катехины — органические вещества из группы флавоноидов. веществ, которые не участвуют в основном обмене. Они относятся к веществам вторичного происхождения. В отличие от первичных веществ, вторичные вещества могут быть специфичны для одного или нескольких видов растений.

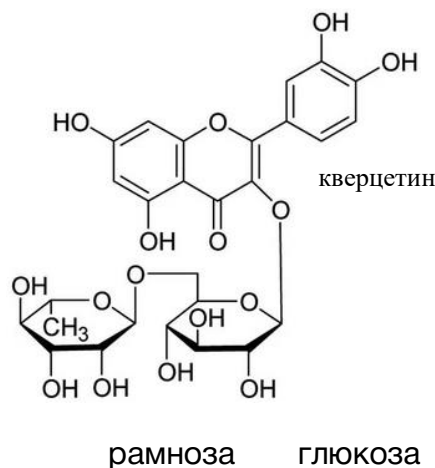
Катехины представляют собой полифенольные соединения и являются сильными антиоксидантами. Это бесцветные кристаллические вещества, хорошо растворимы в воде и спирте, легко окисляются; часто обладают горьковато-вяжущим вкусом.

Достаточно высокая Р-витаминная активность у гликозидов: геспередина и рутина, в основе которых также производные флавона и углеводов.

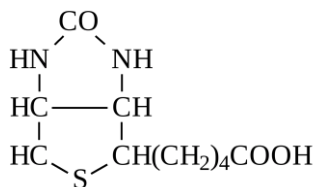
Геспередин представляет собой гликозид, построенный из остатков рамнозы (шестиуглеродного моносахарида, содержащего метильную группу), β-глюкозы и метоксифлавонона – гесперетина. Рамноза, глюкоза и гесперетин в молекуле геспередина соединены между собой связями через атом кислорода:



Рутин построен из рамнозы, β-глюкозы и флавона кверцетина:







Биотин устойчив к высокой температуре, щелочам и кислотам, к кислороду воздуха.

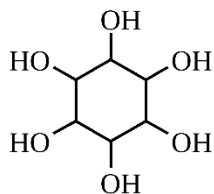
Витамин Н входит в состав ферментов, катализирующих реакции карбоксилирования, т. е. присоединения  $\text{CO}_2$ . Он занимает ключевые позиции в обмене углеводов и жиров, в частности холестерина, участвует в обмене различных аминокислот, белков. Биотин поступает в организм с пищей, но также синтезируется микроорганизмами кишечника.

При недостатке биотина в пище замедляется рост, поражаются кожные покровы, выпадают волосы. Авитаминоз, вызванный недостатком биотина, у людей встречается редко, так как в пищевых продуктах этот витамин обычно содержится в достаточном количестве.

Синтезируется биотин в растениях и в некоторых микроорганизмах. В растениях биотин образуется главным образом в листьях, где его содержится обычно от 0,1 до 1,0 мкг на 1 г сухой массы. При недостатке серы и особенно азота, которые входят в тиофеновое кольцо молекулы биотина, содержание его в растениях понижается.

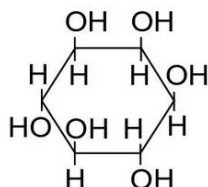
Суточная потребность человека в биотине около 0,01 мг. Зерновые продукты содержат биотин в следующих количествах (мг на 100 г продукта): в хлебе пшеничном – 0,01, в крупе овсяной – 0,02, в овсяных хлопьях Геркулес – 0,02, в кукурузе (початки) – 0,21, в крупе кукурузной – 0,01, в зерне гороха – 0,02, в зерне риса – 0,01, в зерне сои – 0,06, в зерне ячменя – 0,01.

**Витамин В<sub>8</sub>** (инозит) – шестиатомный спирт циклогексана. Структурная формула инозита:



Белое порошкообразное кристаллическое вещество, без запаха, со сладковатым вкусом.

Известно несколько изомеров инозита, но витаминной активностью обладает только миоинозит:



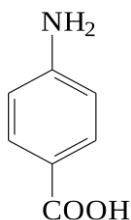
При недостатке инозита у животных наблюдается приостановка роста и выпадение шерсти.

Зеленые растения синтезируют инозит и направляют его в семена. Максимальное количество инозита содержится в незрелых семенах. В процессе их созревания инозит превращается в фитин – кальциево-магниевая соль инозитфосфорной кислоты – основное фосфорсодержащее запасное вещество, используемое во время прорастания семян и развития проростка.



Суточная потребность человека в инозите составляет 1–1,5 г. Содержание фитина в семенах льна, сои, конопли, подсолнечника, хлопчатника составляет 1-3%; несколько меньше его в семенах злаков.

**Витамин В<sub>10</sub>** (парааминобензойная кислота). Структурная формула парааминобензойной кислоты:



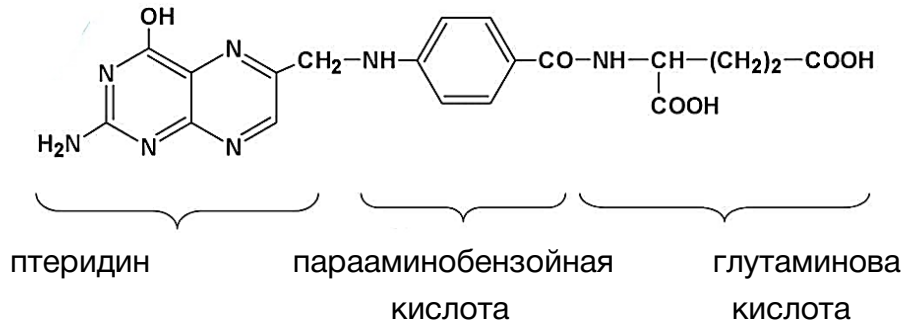
При недостатке парааминобензойной кислоты у молодняка наблюдается задержка роста и поседение волос, перьев. Эта кислота является также важным фактором развития многих микроорганизмов, в том числе и тех, которые в желудочно-кишечном тракте человека и животных синтезируют другие витамины. Микроорганизмам парааминобензойная кислота необходима для биосинтеза фолиевой кислоты.

Парааминобензойная кислота содержится во всех органах и тканях человека, в том числе и в коже. Под действием солнечных лучей, при загаре, находящаяся в поверхностных слоях кожи парааминобензойная кислота, подвергаясь фотохимическому превращению, образует вещество, способствующее пигментации – меланин.

В наибольшем количестве она содержится в дрожжах (до 0,4 мг на 100 г) и в зародышах пшеницы (0,15-0,20 мг на 100 г), несколько меньше в овощах и в других растительных продуктах.

Парааминобензойная кислота синтезируется в растениях и входит в состав фолиевой кислоты.

**Витамин В<sub>9</sub>** (фолиевая кислота). По химической структуре – это птероилглутаминовая кислота – соединение, построенное из остатков птеридина, парааминобензойной кислоты и глутаминовой кислоты:



Фолиевая кислота входит как кофермент во многие ферменты, которые участвуют в образовании ДНК и всех видов РНК.

При недостатке фолиевой кислоты в пище человека и в корме животных могут развиваться различные формы малокровия.

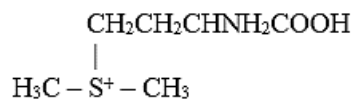
Фолиевая кислота синтезируется в растениях и некоторых микроорганизмах. Суточная потребность в ней взрослого человека составляет около 0,2-0,5 мг.

Основным источником фолиевой кислоты в питании является хлеб (0,2—0,3 мг/кг). В зерне злаков содержится фолиевой кислоты 0,1-0,2 мг на 100 г, в зерне бобовых культур – 0,3-0,4 мг на 100 г, в листьях различных растений, включая листовые овощи, – 0,6-2,0 мг на 100 г в расчете на сухую массу.

Особенно много фолиевой кислоты в ягодах земляники. Этим, вероятно, объясняется особенно благоприятное действие земляники при лечении малокровия.

#### **Витамин U (S-метилметионин).**

Витамин U представляет собой метилированное производное аминокислоты метионина:



S-метилметионин является донором метильных групп и оказывает стимулирующее влияние на обменные процессы, происходящие в слизистой оболочке желудка и кишечника. Он оказывает положительное действие при лечении язвы желудка и двенадцатиперстной кишки.

При недостатке витамина U в организме в биохимических реакциях его замещают другие биологически активные вещества. По этой причине он считается полезным, но не незаменимым. Специфических симптомов его дефицита не существует. Предполагается, что его недостаток может привести к нарушениям пищеварения и





Каротиноиды в организме человека и животных ферментативно превращаются в витамин А. Образование витамина А происходит в результате расщепления молекулы каротина по месту центральной двойной связи, т. е. из одной молекулы каротина образуются две молекулы витамина А.

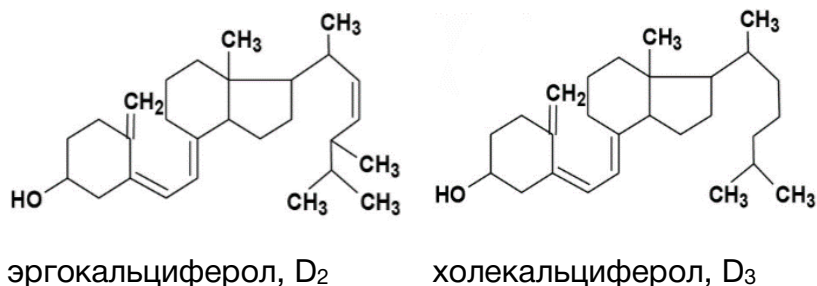
Содержание каротиноидов существенно изменяется как в течение вегетации растений, так и в зависимости от условий их выращивания. Обычно количество каротиноидов в листьях возрастает в первые фазы роста растений, достигает максимума во время цветения и снижается при старении листьев. При созревании плодов содержание каротиноидов в них повышается.

Суточная потребность человека в витамине А составляет около 2 мг или 3-4 мг каротина. Среди животных продуктов наиболее богаты витамином А печень, особенно ряда морских рыб (откуда получают концентрированные препараты витамина А), а также молоко, масло и яйца. Среди растительных продуктов больше всего каротина в листовых овощах, красной моркови, томатах, перце и некоторых фруктах. Содержание каротина в некоторых продуктах питания (в мг на 100 г): в моркови красной – 8, в листьях лука – 6, в листьях салата – 5, в томатах – 2.

Витамин А имеет большое значение и в животноводстве. Суточные нормы каротина на 100 кг живой массы для коров составляют 20-30 мг, для лошадей – 10-20, для овец, коз, свиней – 20-30 мг, ежедневная потребность кур в каротине равна 2-2,5 мг. Среднее содержание каротина (мг на 1 кг корма) в кормах следующее: в молодой зелени – 60, в ботве овощей – 30-40, в силосе кукурузном – 20, в сене хорошем – 20-30, в сене плохом – 3-5, в соломе и мякине – 1-3, в концентрированных кормах (в среднем) – 0,6, в кукурузе желтой – 5.

**Витамин D** (кальциферол) – это группа витаминов, отличающихся по строению и биологической активности.

Для человека и животных наибольшее значение имеют два витамина: D<sub>2</sub> – эргокальциферол и D<sub>3</sub> – холекальциферол:



Основная функция витамина D – регулирование в организме обмена кальция и фосфора. При недостатке этого витамина кальций мало или совсем не усваивается. Кальциферол или витамины группы D обладают антирахитической активностью. При отсутствии в рационе витамина D у детей развивается широко известное заболевание — рахит. Важнейший признак рахита – резкое уменьшение содержания в костях солей

кальция и фосфора; кости становятся мягкими и под тяжестью тела искривляются. Нарушается также развитие зубов и мышечных тканей.

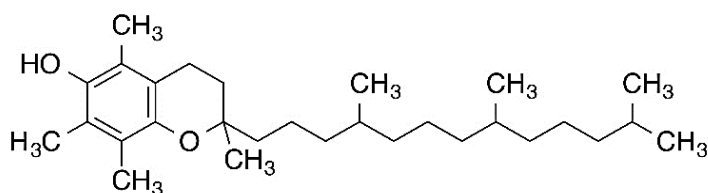
Растения содержат провитамины группы D – фитостерины –одноатомные ненасыщенные циклические спирты, в структуру которых входит кольцо фенантрена. Фитостерины под действием ультрафиолетовых лучей в коже человека превращаются в витамины группы D.

Известно большое число растительных стероидов. Из них наиболее важен эргостерин, который содержится в значительном количестве в листьях и корнях различных растений, в плодах; его много в дрожжах. Богаты провитамином D растительные масла (подсолнечное, кукурузное, оливковое и др.). При облучении эргостерина ультрафиолетовыми лучами из него образуется витамин D<sub>2</sub> (эргокальциферол).

Среднесуточная потребность человека в витамине D – 0,02 мг. При достаточном облучении солнечными лучами (ультрафиолетом) взрослый человек получает достаточное количество витамина D. Содержание витамина D в некоторых продуктах питания (в миллиграммах на 100 г): в жире из печени трески – 0,1, в печени животных – 0,0003-0,001, в масле сливочном – 0,0002-0,002, в молоке – 0,00002-0,0001, в яичном желтке – 0,004-0,012, в яичном белке – 0.

**Витамин E** (токоферол). Из известных восьми соединений, входящих в группу витамина наиболее изученным, является витамин  $\alpha$ -токоферол. Молекулы остальных токоферолов различаются числом и расположением метильных групп в бензольном кольце.

$\alpha$ -Токоферол – это триметилгидрохинон, соединенный с остатком спирта фитола:



Витамин E представляет собой сильный антиокислитель. Предохраняет от окисления полиненасыщенные жирные кислоты, защищает от разрушительного окисления витамин A, обеспечивает нормальное функционирование мембранных структур клеток, ослабляет вредное влияние свободных радикалов. Недостаток витамина E приводит к шелушению кожи, мышечной слабости, дегенерации печени, снижению интенсивности дыхания. Низкие концентрации витамина E в крови связывают с риском возникновения катаракты.

Токоферолы широко распространены в растениях. Особенно много их в зеленых частях, а также в зародышах семян ряда растений (в масле, содержащемся в зародышах). Содержание витамина E (в мг на 100 г) в целых растениях и их органах следующее: в зерне пшеницы – 1, в зерне овса – 2, в зерне ячменя – 4, в листьях

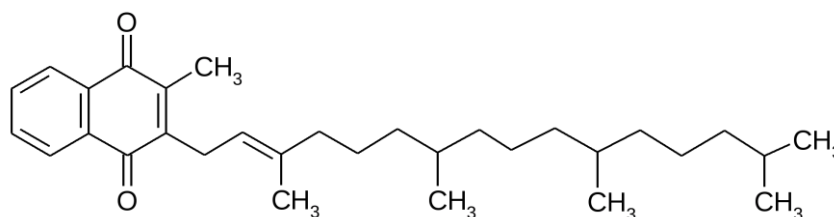
петрушки – 5, в горохе – 6, в листьях салата – 13, в зародыше пшеницы – 30, в масле хлопковом – 100, в масле из зародышей пшеницы – 300.

В продуктах животного происхождения содержание токоферолов значительно более низкое. Например, в молоке, мясе, яйцах содержание их 0,04-0,2 мг на 100 г.

Сырьем для получения витамина Е служат обычно зародыши пшеницы, в которых содержится 25-30% токоферолов. В масле из пшеничных зародышей находится около 0,3% витамина. Путем омыления масла можно получить препарат, в котором витамин Е составляет 15%.

Потребность в витамине Е для взрослого человека составляет 20-30 мг. В основном человек получает витамин Е с растительным маслом.

**Витамин К** (филлохинон). В настоящее время известно несколько витаминов группы К – К<sub>1</sub>, К<sub>2</sub>, К<sub>3</sub>, К<sub>4</sub>, К<sub>5</sub>, К<sub>6</sub>. Они имеют сходную структуру, и по международной номенклатуре их называют – филлохиноны. Наиболее активен из этой группы витамин К<sub>1</sub>:

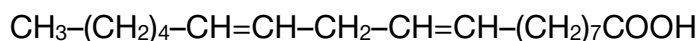


Витамины группы К необходимы человеку и животным для нормального свертывания крови; при недостатке их скорость свертывания крови резко понижается, иногда наблюдается гибель от внутренних кровоизлияний.

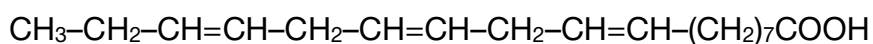
В растениях филлохиноны участвуют в окислительно-восстановительных процессах и, в частности, в процессе окислительного фосфорилирования, а также при фотосинтетическом фосфорилировании, где служат промежуточными переносчиками электронов. Биосинтез филлохинонов идет в зеленых частях растений.

Содержание витаминов группы К в зеленых частях растений довольно высокое. Особенно богаты ими бобовые. В листьях бобовых содержится 10-20 мг витамина К на 100 г сухой массы, в арахисовом масле – 50 мг, а в соевом масле – до 100 мг. Физиологическая потребность в витамине К для взрослых составляет 0,12 мг в сутки, для детей – от 0,03 до 0,12 мг в сутки.

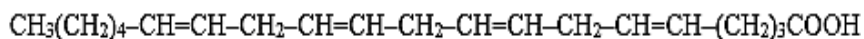
**Витамин F** (комплекс ненасыщенных жирных кислот). К комплексу ненасыщенных жирных кислот относятся следующие кислоты: линолевая, линоленовая и арахидоновая.



линолевая кислота



линоленовая кислота



арахидоновая кислота

Полиненасыщенные жирные кислоты, из которых наиболее активна арахидоновая кислота, ускоряют окисление в организме животных насыщенных жирных кислот и, таким образом. Принимают участие в обмене жиров, особенно в коже и подкожной клетчатке. При недостатке ненасыщенных жирных кислот наблюдается сухость кожи, появление экзем, выпадение волос, расслоение ногтей. Эти кислоты предотвращают появление атеросклероза, так как способствуют выведению холестерина из организма.

Суточная потребность человека в ненасыщенных жирных кислотах примерно 4-10 г. Ненасыщенные жирные кислоты содержатся в основном в растительных маслах. Особенно много их содержится в льняном и конопляном маслах, несколько меньше – в подсолнечном, кукурузном и оливковом. Эти кислоты содержатся также и в некоторых животных продуктах – рыбьем жире, мозгах, печени.

### ***3.4. Вещества вторичного происхождения***

В растениях наряду с белками, нуклеиновыми кислотами, углеводами и липидами содержатся различные вещества, называемые обычно веществами вторичного происхождения. К ним относятся: органические кислоты, фенольные соединения, эфирные масла.

Вещества вторичного происхождения возникают в процессе обмена веществ, иногда как конечные продукты метаболизма. Они могут обуславливать вкус (органические кислоты – кислый или соли органических кислот – пресный, алкалоиды – горький и т.д.), запах (эфирные масла) и другие показатели качества.

#### **3.4.1. Органические кислоты.**

Органические кислоты (карбоновые кислоты) – органические вещества, проявляющие кислотные свойства. В растениях содержатся органические кислоты алифатического ряда и циклические.

Многие растения обладают способностью накапливать в своем составе органические кислоты, играющие роль промежуточных соединений в метаболизме. Этим веществам принадлежит исключительно важная роль в обмене веществ растений. Органические кислоты образуются при дыхании растений как продукты неполного окисления углеводов, и затем используются в синтезе аминокислот, алкалоидов и многих других соединений. Таким образом, они являются связующим звеном между обменом углеводов, белков, жиров и т. д.

В растениях органические кислоты содержатся как в свободном виде, так и в виде солей К, Na, Ca и эфиров. Главным местом их локализации в растительной клетке являются вакуоли. В клеточном соке многих плодов и овощей органические кислоты составляют значительные количества. Так, в мякоти плодов лимона количество лимонной кислоты доходит до 6-7% сырой массы. В семенах, по мере их созревания и обезвоживания вакуолей, соли органических кислот откладываются в клетке в виде аморфных или кристаллических образований. Например, одними из самых распространенных кристаллических отложений в клетках семян масличных культур являются оксалаты кальция (соли щавелевой кислоты).

Содержащиеся в растениях органические кислоты алифатического ряда подразделяются на две большие группы – летучие (перегоняющиеся с водяным паром) и нелетучие. Из летучих кислот наиболее важными являются муравьиная, уксусная и масляная кислоты.

**Муравьиная кислота** ( $\text{HCOOH}$ ), представляет собой подвижную жидкость с резким запахом. Найдена в яблоках в виде сложных эфиров, содержится в малине.

**Уксусная кислота** ( $\text{CH}_3\text{COOH}$ ), встречается в различных плодах и растительных соках. В особенно больших количествах образуется при уксуснокислом брожении как продукт жизнедеятельности уксуснокислых бактерий.

В зерне пшеницы и кукурузы уксусная кислота может составлять до 85% всех органических кислот. Содержится в свободном виде и в виде различных сложных эфиров в яблоках.

**Масляная кислота** ( $\text{CH}_3\text{—CH}_2\text{—CH}_2\text{—COOH}$ ), встречается в небольших количествах в разных растениях как в свободном виде, так и в виде сложных эфиров. Свободная масляная кислота обладает сильным и весьма неприятным запахом (запах несвежего сливочного масла).

Масляная кислота применяется в парфюмерной и кондитерской промышленности в виде ее сложных эфиров, являющиеся ценными ароматическими веществами. Так, например, метиловый эфир масляной кислоты обладает запахом яблок, этиловый – ананасов и т. д.

К нелетучим относятся кислоты, содержащие гидроксильную или карбоксильную группы. Нелетучие кислоты по числу карбоксильных групп делят также на одноосновные, двух- и трехосновные. К одноосновным оксикислотам относится молочная кислота.

**Молочная кислота** ( $\text{CH}_3\text{—CHOH—COOH}$ ), представляет собой  $\alpha$ -оксипропионовую кислоту и содержится во многих растениях. Довольно заметное количество ее обнаружено в листьях малины.

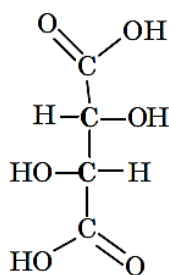
Молочная кислота часто образуется при анаэробном дыхании растений.

Из двухосновных наиболее широко распространены в растениях L-яблочная и D-винная кислоты, реже встречаются щавелевая, янтарная и фумаровая кислоты.

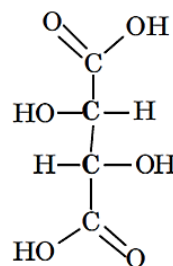
**Яблочная (оксиянтарная) кислота** ( $\text{HOOC—CH}_2\text{—CHOH—COOH}$ ) содержится в рябине, барбарисе и кизиле, в томатах. В ягодах барбариса ее количество достигает

6%. Яблочная кислота преобладает в плодах семечковых и косточковых культур. Особенно в яблоках. Она отсутствует в цитрусовых плодах и клюкве. Яблочная кислота содержится в семенах злаковых и бобовых культур, а также в их листьях. В растениях табака и махорки ее содержится до 6,5%. Большие количества яблочной кислоты накапливаются в вегетативных органах сочных растений – так называемых суккулентов – молодила, агавы, кактусов. Так, например, у агавы и молодила яблочная кислота составляет до 8-10%, сухого вещества. Яблочная кислота имеет приятный вкус и безвредна для организма человека. Она применяется при изготовлении фруктовых вод и некоторых кондитерских изделий.

**Винная (диоксиантарная) кислота** ( $\text{HOOC-CH(OH)-CH(OH)-COOH}$ ) встречается в растениях в виде винной кислоты, а также в виде виноградной кислоты.



*D*-винная кислота



*L*-винная кислота

*D*, *L*-Винная кислота называется виноградной кислотой.

Встречается преимущественно в растениях более южных широт. В значительном количестве содержится в винограде вместе с яблочной и виноградной кислотами. В других плодах и ягодах винная кислота либо содержится в весьма незначительном количестве, либо отсутствует. При изготовлении и выдержке виноградных вин получают значительные количества отходов в виде так называемого винного камня, который представляет собой кислую калиевую соль винной кислоты ( $\text{HOOC-CH(OH)-CH(OH)-COOK}$ ). Винная кислота и винный камень широко применяются при производстве фруктовых соков, для изготовления химических разрыхлителей теста, в текстильной промышленности при изготовлении протравы и красок, в медицине. В радиопромышленности и при количественном определении сахара применяется так называемая сегнетова соль, которая представляет собой двойную калий-натриевую соль винной кислоты  $\text{KООС-CH(OH)-CH(OH)-COONa}$ .

**Щавелевая кислота** ( $\text{HOOC-COOH}$ ). Является простейшей дикарбоновой кислотой. Для нее характерна кальциевая соль, нерастворимая в воде и даже в уксусной кислоте. Щавелевая кислота в растениях находится как в свободном виде, так и в виде солей. Особенно часто она содержится в растениях в виде щавелевокислого кальция, который накапливается иногда в очень больших количествах в форме сросшихся между собой кристаллов. Большие количества щавелевой кислоты содержат некоторые мясистые растения (так называемые

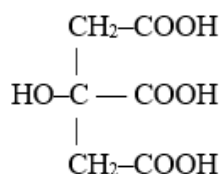
суккуленты, например, молодило и др.); в плодах и ягодах она содержится в незначительном количестве – от 0,005 до 0,06%.

**Янтарная кислота** (HOOC–CH<sub>2</sub>–CH<sub>2</sub>–COOH). Образуется в небольшом количестве при спиртовом брожении. Содержится во многих растениях, в частности в ягодах красной смородины, в незрелой вишне, крыжовнике и винограде, а также в черешне и яблоках.

**Фумаровая кислота** (HOOC–CH=CH–COOH) найдена в некоторых растениях (хохлатке и маковых), в лишайниках и во многих грибах.

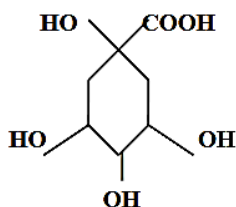
Плесневый гриб *Aspergillus fumaricus* при сбраживании сахара образует до 60-70% фумаровой кислоты. Фумаровая кислота является промежуточным продуктом при биосинтезе аспарагиновой кислоты высшими растениями и образуется при окислении углеводов.

**Лимонная кислота** содержит в своей молекуле 3 карбоксильные группы, т. е. она трехосновная. Структурная формула лимонной кислоты:

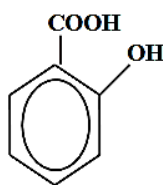


Лимонная кислота очень широко распространена в растениях. В южных широтах ее содержание в растениях выше, чем в северных. В ягодах – в смородине, в малине, в землянике – лимонная кислота преобладает над яблочной. В плодах citrusовых содержится главным образом лимонная кислота, и она составляет до 9% сухого веса. Значительное количество лимонной кислоты содержится в листьях и стеблях махорки (7-8% от сухого веса) и поэтому отходы махорочной промышленности используются для ее производства. Кроме того, кислоту получают с помощью гриба *Aspergillus niger* биохимическим путем, при выращивании его на питательных средах. Лимонная кислота широко применяется в пищевой промышленности, а также в качестве консерванта при переливании крови.

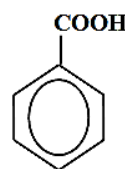
В некоторых видах фруктов и ягод содержатся циклические кислоты: салициловая, хинная, бензойная и др., обладающие антисептическими свойствами. Так, в ягодах клюквы и брусники содержание бензойной кислоты составляет 0,02-0,2%, благодаря чему сок этих ягод трудно сбраживать, а сами ягоды могут длительно храниться при комнатной температуре.



хинная кислота



салициловая кислота

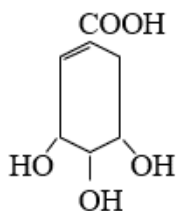


бензойная кислота



Хинная кислота найдена в молодых побегах ели (до 13,5% сухого веса), в табаке, в корне хинного дерева (до 9%), в сливах, яблоках и винограде, в чернике и клюкве, в зернах кофе, в плодах айвы, в ягодах крыжовника и ежевики. Она является важным промежуточным продуктом обмена веществ у растений и с чрезвычайной легкостью может использоваться микроорганизмами для образования фенольных соединений.

Очень часто хинная кислота сопровождается в растениях небольшими количествами шикимовой кислоты. Которая используется в растениях для синтеза фитогормонов.



шикимовая кислота

Из-за наличия кислот свежие плоды и овощи всегда имеют кислую реакцию (рН клеточного сока фруктов и ягод 2,5-4,5; овощей –4,5-6,5). Кислоты во многом характеризуют вкус, присущий многим плодам и овощам. Причем, вкусовая кислотность их зависит не от общего содержания органических кислот, а от концентрации водорастворимых ионов в клеточном соке (активной кислотности) и содержания сахаров. Информация об общем содержании органических кислот в плодах, ягодах и овощах, а также об активной кислотности (рН) клеточного сока представлена в таблице 3.1.

Таблица 3.1

Содержание органических кислот в овощах, в плодово-ягодной продукции и активная кислотность их клеточного сока

Плоды и ягоды	Содержание органических кислот, %	Активная кислотность (рН)	Овощи	Содержание органических кислот, %	Активная кислотность (рН)
Яблоки	0,9	3,4	Картофель	0,2	6,1
Груши	0,3	4,4	Капуста белокочанная	0,2	6,2
Вишня	1,7	3,5	Морковь	0,1	6,4
Черешня	1,3	3,7	Свекла	0,1	6,3
Слива	1,9	3,5	Лук репчатый	0,1	5,9
Ткемали	2,8	2,4	Томаты	0,5	4,5
Абрикосы	1,4	3,8	Огурцы	0,1	6,9
Персики	0,6	4,0	Арбузы	0,2	–
Мандарины	0,45	–	Дыни	0,1	–
Апельсины	1,41	–	Ревень	1,2	3,8
Лимоны	5,6	3,1	Щавель	1,3	3,7
Виноград	0,9	3,9	Шпинат	0,1	6,9

Степень сладости фруктов обычно оценивают сахарокислотным коэффициентом – это отношением содержания сахара к содержанию кислоты. Момент компенсации, когда кислый вкус не ощущается, находится при значении сахарокислотного коэффициента 25-30 (груши, виноград). При значении 15-20 чувствуется слабокислый вкус (земляника, некоторые сорта яблок); 5-15 – умеренно кислый (вишня, апельсин); менее 5 – сильно кислый вкус (лимон). С момента уборки плодов уровень кислот непрерывно уменьшается. В результате сильно возрастает значение сахарокислотного коэффициента. По этой причине наблюдаемое при хранении плодов повышение их сладости чаще объясняется не возрастанием содержания сахаров, а снижением уровня кислот. Несмотря на то, что общее содержание кислот в плодах и овощах при хранении снижается, количество отдельных кислот может одновременно возрасти. Накопление той или иной кислоты может быть обусловлено разными причинами и, в частности, возможными нарушениями в согласованном прохождении отдельных превращений в цикле Кребса. Появление некоторых кислот при хранении плодов, например, кетокислот:  $\alpha$ -кетоглутаровой, щавелево-уксусной, пировиноградной, может явиться причиной возникновения функциональных заболеваний, внешне проявляющихся в побурении тканей. Обычно избыточное накопление этих кислот в отдельных сортах происходит при низкой температуре хранения и является одной из причин так называемого низкотемпературного заболевания плодов.

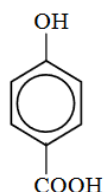
Семена растений также содержат некоторое количество органических кислот, благодаря чему их водные вытяжки имеют слабокислую реакцию ( $\text{pH} \approx 6$ ). Как правило, в семенах преобладает уксусная кислота, на долю которой приходится до 85% общего количества органических кислот. При хранении масличных семян, зерна злаковых культур и продуктов переработки зерна, муки и крупы, в результате гидролитического расщепления жира, распада фосфоорганических соединений и гидролиза белков количество органических кислот может увеличиваться, что приводит к повышению кислотности данных видов сырья и продуктов. Кислотность масличных семян, зерна, муки и крупы является одним из важнейших показателей их качества, характеризующим степень свежести, поэтому она включена в соответствующие стандарты.

### **3.4.2 Фенольные соединения.**

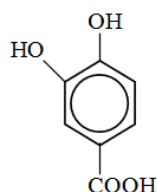
Фенольные соединения широко распространены в растениях (их более 2000 различных соединений). Все они содержат в молекуле ароматическое ядро, в котором один или больше атомов водорода замещены на гидроксильные группы. В растениях накапливаются как простые фенольные соединения, так и полимерные формы.

Различают три группы простых фенольных соединений: 1) оксibenзойные кислоты; 2) оксикоричные кислоты и кумарины; 3) флавоноиды.

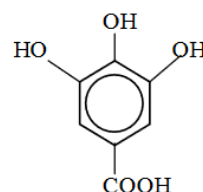
К важнейшим представителям оксибензойных кислот относятся п-оксибензойная, протокатеховая, галловая, ванилиновая и сиреневая кислоты:



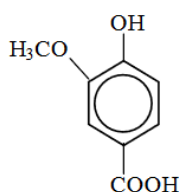
п-оксибензойная кислота



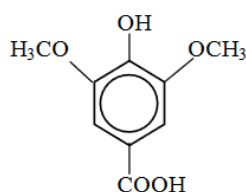
протокатеховая кислота



галловая кислота



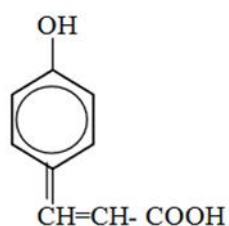
ванилиновая кислота



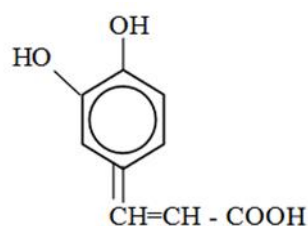
сиреневая кислота

Оксибензойные кислоты широко распространены в растениях. Протокатеховая и галловая кислоты находятся в растении как в свободном, так и в связанном состоянии. Они содержатся и преобладают в коре калины, корневищах лапчатки, плодах черники, плодах черемухи, траве зверобоя, листьях чая. Ванилиновая, п-оксибензойная и сиреневая кислоты являются продуктами распада лигнина. Галловая кислота часто встречается в виде полимера дигалловой кислоты – основного компонента растворимого танина. Дигалловая кислота содержится и преобладают в корневищах и корнях кровохлебки, корневищах змеевика, корневищах бадана, соплодиях ольхи, коре дуба. Альдегид ванилиновой кислоты – ванилин в большом количестве содержится в стручках растения ванили. Ванилин широко применяют в кондитерской промышленности в качестве ароматического вещества, в виноделии – в производстве коньяков, в мыловарении – в качестве отдушки для туалетных мыл.

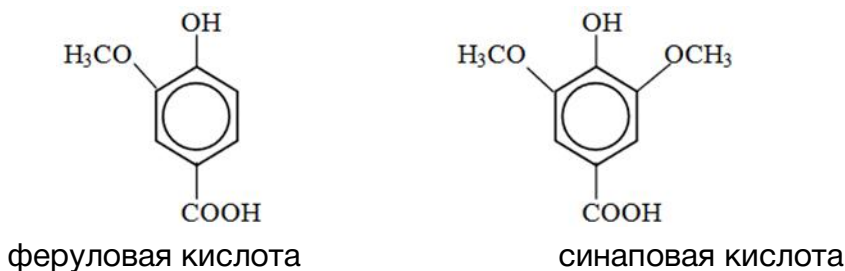
Оксикоричные кислоты (п-кумаровая, кофейная, феруловая и синаповая) из второй группы фенольных соединений широко распространены в растениях как в свободном, так и в связанном состоянии, в виде сложных эфиров оксикоричных кислот и гидроароматических кислот.



п-оксикоричная  
(п-кумаровая) кислота

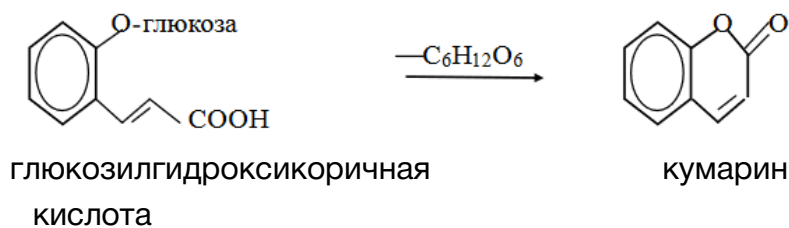


кофейная кислота

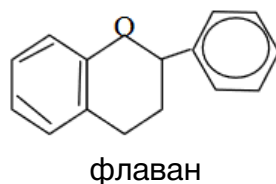


Сложным эфиром кофейной и хинной кислот является хлорогеновая кислота, широко представленная в растениях, особенно в семенах подсолнечника и кофе. Присутствие хлорогеновой кислоты в семенах подсолнечника обуславливает потемнение белков получаемых из обезжиренных семян.

Из второй группы фенольных соединений – кумарин, образуется при разрушении тканей листа. Из повреждённых клеток высвобождаются ферменты, под влиянием которых глюкозилгидроксикоричная кислота после отщепления глюкозы изомеризуется с замыканием кольца, в результате чего образуется легко летучий кумарин с запахом сена:



Третья группа фенольных соединений – флавоноиды, являются производными флавана, молекула которого включает два бензойных ядра, соединенных с кислородсодержащей циклической группировкой:



В зависимости от степени окисления кислородсодержащей циклической группировки флавоноиды подразделяют на шесть основных групп: катехины, лейкоантоцианы, антоцианы, флаваноны, флавоны и флавонолы.

**Катехины** – наиболее изученная группа флавоноидов, присутствующая в плодах и овощах как в свободном, так и в связанном виде. Значительная часть катехинов связывается в виде эфиров с галловой кислотой. Катехины легко окисляются и могут подвергаться полимеризации с образованием продуктов, обладающих характерной золотисто-красной окраской и приятным слабоявляющим вкусом. Они также

проявляют высокую Р-витаминную активность. Много катехинов содержится в различных плодах и ягодах, но особенно ими богаты листья чая (до 30 % сухой массы).

Склонность катехинов к окислению и полимеризации используется в производстве черного чая. Ферментация чайных листьев проводится таким образом, что в ходе взаимодействия катехинов образуются димерные продукты, обладающие характерным для чая вкусом и цветом и в значительной степени сохраняющие Р-витаминную активность.

**Лейкоантоцианы** – продукты дальнейшего окисления катехинов. Встречаются в плодах и овощах вместе с катехинами, причем их содержится выше катехинов. Благодаря лейкоантоцианам сохраняется цвет плодов в процессе консервирования. Как и катехины, лейкоантоцианы легко окисляются и образуют продукты полимеризации в виде конденсированных дубильных веществ.

**Антоцианы** – пигменты, содержащиеся в вакуолях цветов, плодов и овощей и придающие им окраску от розовой до фиолетовой с разными сочетаниями и переходами. Они содержатся в свекле (бетанин), в вишне (керацианин), темноокрашенных ягодах винограда (энин), черной смородине, малине, бруснике, сливе, малине и др. Эти соединения присутствуют в растениях в виде гликозидов. При гидролизе антоцианы распадаются на сахар и окрашенный антоцианидин.

**Флавоны, флавонолы и флаваноны** – желтоокрашенные пигменты различных частей растений, широко распространены в растительном мире. К флавонолам относится, например, кверцетин, содержащийся в хмеле, чае. Широко распространен гликозид кверцетина – рутин, у которого к молекуле флавонола присоединяется дисахарид, состоящий из остатков  $\beta$ -D-глюкозы и  $\alpha$ -L-рамнозы. Рутин обладает Р-витаминной активностью.

К флаванонам относятся гесперидин и нарингин – гликозиды плодов цитрусовых культур, входящие в состав Р-витаминного комплекса. Они находятся в кожуре, и под ней в белом волокнистом слое, а также в мякоти незрелых цитрусовых плодов, придавая им горький привкус. По мере созревания плодов гесперидин и нарингин под действием ферментов распадаются на сахара (рамнозу и глюкозу) и антоцианидины, которые не обладают горьким вкусом.

**Полимерные фенольные соединения.** По химической природе полимерные фенольные соединения представляют собой весьма разнообразные соединения сложного строения, являющиеся производными многоатомных фенолов. Их подразделяют на две большие группы: гидролизуемые и негидролизуемые (конденсированные).

Наиболее важное значение среди гидролизуемых дубильных веществ принадлежит таннинам. Природные таннины представляют собой смесь галловой и дигалловой кислот как в свободном виде, так и в соединении с глюкозой, причем к молекуле глюкозы может присоединяться разное количество молекул галловых кислот. К таннинам относятся соединения с молекулярным весом от 500 до 3000.

Конденсированные дубильные вещества – продукты поликонденсации катехинов и лейкоантоцианов. Источниками конденсированных дубильных веществ являются кора ивы, сосны, ели, лиственницы, древесины некоторых видов акации, каштана и дуба.

В результате окислительной конденсации пирокатехина и диоксифенилаланина синтезируются полимерные продукты, называемые **меланинами**. Они представляют собой вещества темно-коричневого цвета, которые вызывают потемнение растительных продуктов под действием кислорода воздуха. Появление темноокрашенных продуктов наблюдается на поверхности сырых очищенных клубней картофеля, нарезанных овощей, плодов и ягод.

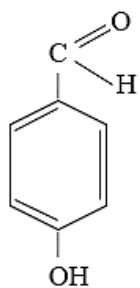
Очень распространенным полимерным фенольным соединением из группы негидролизуемых является **лигнин**, который в большом количестве содержится в одревесневших тканях растений (25-35%). В вегетативной массе травянистых растений его содержание обычно составляет 5-10% сухой массы. Лигнин представляет собой аморфное вещество, лишь небольшая часть которого (5-10%) растворяется в органических растворителях (этиловый спирт, ацетон).

Лигнин не является индивидуальным соединением строго определенного состава. Он инкрустирует целлюлозные микрофибриллы и тем самым участвует в создании опорных элементов растительных тканей.

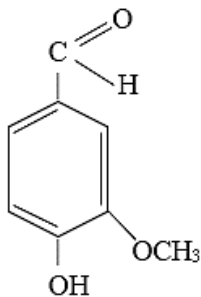
Лигнин может быть переведен в растворимое состояние обработкой древесины бисульфитом и сернистой кислотой. На этом основан способ удаления лигнина из древесины, идущей на приготовление целлюлозы и бумажной массы.

Огромное количество технического лигнина получают в качестве отхода на гидролизных заводах при гидролизе древесины кислотами.

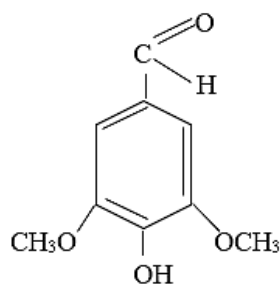
Важным свойством лигнина является его устойчивость по отношению к микроорганизмам. Лишь немногие из них, и то сравнительно медленно, разрушают лигнин. При окислении лигнина нитробензолом в щелочной среде он расщепляется с образованием ароматических альдегидов: ванилина, сиреневого альдегида и п-оксибензальдегида.



p-  
оксибензальдегид



ванилин



сиреневый  
альдегид

К негидролизуемым полимерным фенольным соединениям относят также **дубильные вещества**. В эту группу объединяют ряд различных по химическому составу веществ, неядовитых для человека и хорошо растворимых в воде и спирте, обладающих общей специфической способностью – «дубить кожу», т.е. давать нерастворимые в воде осадки с коллагеном кожи. Под действием дубильных веществ кожа приобретает устойчивость к воде и гнилостным бактериям, а также эластичность. Готовая выделанная кожа на 60-70% состоит из белковых веществ, называемых коллагеном, и на 30-40% из дубильных веществ.

Распространение дубильных веществ и их качественное разнообразие чрезвычайно велико. Растения почти из всех семейств растительного мира содержат дубильные вещества. Много их содержится в коре и древесине дуба (3-6%), ели, сосны и других деревьев. Большое количество дубильных веществ содержится и в некоторых пищевых продуктах, в первую очередь в чае, достоинство и качество которого в значительной мере зависит от их содержания. Молодые побеги чайных кустов, из которых готовят лучшие сорта чая, содержат 10-25% дубильных веществ. Полифенольные соединения существенно влияют на качество и пищевую ценность фруктов, ягод и овощей.

Биологическая роль фенольных соединений в растении многообразна. Некоторые фенольные соединения принимают активное участие в метаболизме растений, как промежуточные переносчики электронов при фотосинтезе и дыхании. Оксикоричные кислоты являются активаторами ростовых процессов у растений. Другие разновидности фенольных соединений обладают Р-витаминной активностью (катехины, некоторые флавонолы) или окрашивают плоды, листья, лепестки цветков (антоцианы, флавоны и флавонолы). Некоторые производные фенолов – фитоалексины, защищают растения от патогенов. Полифенольные соединения служат антиоксидантами. Они быстро вступают во взаимодействие с кислородом и таким образом защищают от окисления другие вещества в тканях растений. Фенольные группировки способны также нейтрализовать продукты свободнорадикальных реакций, происходящих в ходе окисления веществ.

Полимерные фенольные соединения (лигнин, дубильные вещества) выполняют структурную и защитную функции. При механических повреждениях тканей в них начинается интенсивное новообразование фенольных соединений, сопровождающееся окислительной конденсацией в поверхностных слоях. Продукты конденсации образуют защитный слой. Кроме того, некоторые фенольные соединения способны обеспечить растениям устойчивость по отношению к заболеваниям. Так, например, сорта лука с окрашенной шелухой содержат протокатеховую кислоту и благодаря этому не поражаются некоторыми патогенными организмами.

Из других воздействий фенольных соединений в растении следует отметить стимуляцию ими деления клеток в культуре растительных тканей, подавление прорастания семян, разобщение окислительного фосфорилирования и др.

В целом фенольные соединения играют важную роль в обмене веществ растительной клетки и по праву могут быть отнесены к биологически активным веществам.

### 3.4.3. Эфирные масла.

Вещества, принадлежащие к этой группе, в большинстве случаев нерастворимые в воде, но растворяются в различных органических растворителях.

Эфирные масла – это маслянистая жидкость, представляющая собой смесь органических веществ, преимущественно терпеноидной или ароматической природы, весьма летучих, с приятным запахом. В отличие от жирных масел эфирные масла не оставляют на фильтровальной бумаге жирных пятен. Эфирные масла, растворенные в клеточном соке или цитоплазме, можно обнаружить гистохимической реакцией с Суданом III – они окрашиваются в розовый цвет.

Эфирные масла локализируются во всех частях растений, но количественное распределение их по частям растения обычно неодинаково. В большинстве случаев местом наибольшего накопления эфирных масел являются – листья, цветки, почки, плоды, корни и корневища. Содержание эфирных масел для различных растений может составлять от тысячных долей процента до 5-6%, а для некоторых видов сырья, например, бутонов гвоздичного дерева – около 20%. В живых тканях растений эфирные масла могут содержаться в растворенном или эмульгированном состоянии в цитоплазме или клеточном соке, однако чаще всего они накапливаются в особых микроскопических образованиях. Это, во-первых, мелкокапельные скопления эфирных масел сразу под кутикулой эпидермиса, вызывающие вздутие кутикулы. В данном случае эфирные масла вырабатываются отдельными группами выделительных клеток – «пятнами», разбросанными в эпидермальном ткани. Такая локализация эфирных масел наблюдается в лепестках розы, ландыша, в некоторых растениях, в эпидермисе кроющих чешуй почек тополя.

Во-вторых, эфирные масла накапливаются в железистых волосках. Они состоят из одноклеточной или чаще многоклеточной «ножки» и «головки» шаровидной или овальной формы, которая образована одной или несколькими выделительными клетками.

В-третьих, скопление эфирных масел происходит в эфирномасличных железках. Все они имеют очень короткую ножку и многоклеточные головки с разным количеством и расположением составляющих их железистых (выделительных) клеток. Например, у видов семейства Губоцветные, головка чаще всего образована 6-8 клетками, расположенными в виде розетки. По мере образования эфирных масел общая кутикула этих клеток вздувается куполообразно, образуя резервуар с эфирным маслом

Железистые «пятна», железистые волоски и эфирномасличные железки – это экзогенные образования, т. к. возникают в эпидермальном ткани. Скопление эфирных



масел может быть и в эндогенных образованиях, которые развиваются в паренхимных тканях. К ним относятся секреторные клетки, вместилища и эфиромасличные каналцы (ходы).

Секреторные клетки могут встречаться одиночно (клетки – идиобласты) или образуют в паренхиме слои.

Вместилища эфирных масел – специальные образования в различных органах растения, в которых накапливаются эфирные масла. Вместилища представляют собой круглые или овальные полости, встречающиеся в мезофилле листа, кожуре плодов цитрусовых, в коре и в древесине некоторых растений. Вместилища наполняются эфирными маслами из прилегающих продуцирующих клеток, причем окружающие полость клетки могут разрушаться, в результате чего вся полость увеличивается в объеме. Функцию секреторных клеток взамен лизированных (растворенных) приобретают клетки, примыкающие к полости вместилища.

Эфиромасличные каналца – вместилища, имеющие вытянутую форму. У многих хвойных они представлены в виде ходов, расположенных во всех частях растения и выделяющие эфирные масла и смолу.

Эфирные масла широко распространены в растительном мире и их роль весьма велика. Они являются активными метаболитами обменных процессов, протекающих в растительном организме. Эфирные масла при испарении окутывают растение своеобразной «подушкой», уменьшающей теплопроницаемость воздуха, что способствует предохранению растений от чрезмерного нагревания днем и переохлаждения ночью, а также регуляции транспирации. Запахи растения служат для привлечения опылителей – насекомых, что способствует опылению цветков. Эфирные масла могут препятствовать заражению патогенными грибами и бактериями, а также защищать растения от поедания животными.

Эфирные масла перегоняются с водяным паром. Они широко применяются в парфюмерной и мыловаренной промышленности, в косметике и фармацевтической промышленности, в пищевой промышленности при изготовлении конфет и различных напитков. Некоторые семена, содержащие эфирные масла, как, например, кориандр и тмин, применяются в качестве ароматических приправ в хлебопекарной промышленности.

В большинстве случаев душистые вещества растений выделяют путем отжима, экстракции при помощи низкокипящих растворителей или путем энфлеража. Этот последний способ заключается в том, что части растений или цветы смешивают со свиным или говяжьим жиром и эту смесь оставляют на некоторое время. При этом жир поглощает и растворяет в себе душистые вещества, которые затем экстрагируются из жира спиртом и подвергаются дальнейшей очистке от растворимых в спирте глицеридов путем вымораживания.

### 3.4.4. Алкалоиды.

Алкалоиды – гетероциклические азотосодержащие соединения растительного происхождения, являющиеся органическими основаниями (термин «алкалоиды» в переводе с арабского -щёлочь). В растениях они находятся в виде солей с органическими кислотами, хорошо растворимыми в воде. Алкалоиды способны оказывать сильное физиологическое действие на организм человека и животных. Большинство алкалоидов в малых дозах оказывают возбуждающее действие на нервную систему, а в больших угнетающее. Многие из них являются сильными ядами (например, кураре – смертельный яд для стрел, изготавливаемый местными жителями южной Америки).

Алкалоиды широко применяются в медицине, ветеринарии, в сельском хозяйстве в качестве средств борьбы с вредителями. Многие алкалоиды содержатся в растительных продуктах и используются человеком в качестве тонизирующих и наркотических веществ. К ним относятся чай, кофе, мак, табак и др. В связи с использованием многих алкалоидов в качестве фармакологических средств разработаны промышленные способы их химического синтеза. Таким путем получены многие химические аналоги природных алкалоидов, не уступающие им по физиологическому действию. В большом количестве выпускаются синтетические препараты папаверина, кофеина, эфедрина, новокаина (аналог кокаина) и др. В ряде случаев наличие токсичных алкалоидов в растениях делает их несъедобными для животных и человека (например, горький люпин, полынь и др.).

В настоящее время известно более 1000 различных алкалоидов. По своему строению алкалоиды весьма разнообразны. По химической природе молекул их подразделяют на три группы: 1) гетероциклические, составляющие большинство алкалоидов; 2) стероидные, входящие в состав гликозидов (гликоалкалоиды картофеля и других пасленовых); 3) ароматические.

Гетероциклические алкалоиды – наиболее многочисленная группа, она включает производные пиридина, хинолина и изохинолина, индола, пурина, пирролидина и некоторых других гетероциклических соединений. Стероидные алкалоиды часто содержатся в виде гликозидов. Соответственно ароматические алкалоиды содержат в основе молекулы ароматическое ядро.

Предшественниками для синтеза алкалоидов в растениях являются различные аминокислоты – пролин, тирозин, триптофан, глутаминовая кислота, лизин, орнитин и др. Они содержатся в растениях из различных семейств. Содержание алкалоидов в растениях обычно невелико – сотые и десятые доли процента. Однако некоторые растения способны накапливать до 10% и выше алкалоидов – табак, барбарис, хинное дерево. Причем среди них встречаются и безалкалоидные формы. В зависимости от цели использования культуры ведут селекцию в том или в противоположном направлении. Так, был выведен безалкалоидный люпин, как ценная кормовая культура, низконикотиновые сорта табака для изготовления сигарет. При

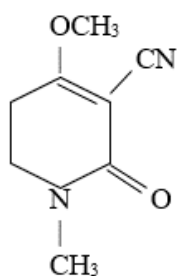
использовании растений как источник алкалоидов для медицины или других целей, селекцию ведут в сторону увеличения содержания алкалоидов и получают высокоалкалоидные формы.

Алкалоиды могут накапливаться в различных частях растений: у одних в листьях, у других в семенах, у третьих в клубнях и т.д. Наибольшее количество алкалоидов содержится в молодых растениях. Содержание алкалоидов в сильной степени изменяется в зависимости от условий выращивания растений. Условия жаркого и сухого климата способствуют накоплению алкалоидов в растении, в то время как влажный и холодный климат, напротив, снижает количество алкалоидов.

Обычно, каждый род растений синтезирует один характерный для него алкалоид и группу сопровождающих его изомеров. Главный алкалоид всегда находится в наибольшем качестве, определяя физиологические свойства всего комплекса. К настоящему времени нет единого мнения о роли алкалоидов в растении. Полагают, что они являются определённой промежуточной формой, в которой азотистые продукты обмена веществ в растении обезвреживаются и сохраняются. Например, никотин табака исходный материал для синтеза пиридиновых дегидрогеназ. Некоторые алкалоиды играют роль растительных гормонов или стимуляторов, вызывающих усиление процесса обмена веществ на тех или иных фазах развития растений. Например, предшественниками алкалоида клещевины – рицинина являются аминокислоты пролин и лизин.

В природе особенно широко распространены следующие алкалоиды:

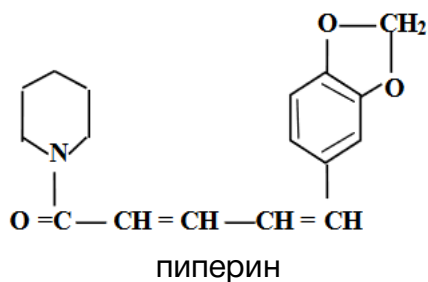
а) рицинин, который содержится во всех частях клещевины, но больше всего его в листьях, особенно в молодых (до 1%).



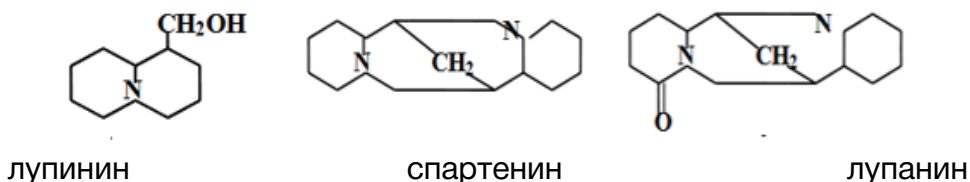
рицинин

Рицинин – единственный из алкалоидов, содержащий цианидную группировку – CN, из-за чего он сильно токсичен. В связи с высоким содержанием рицинина в клещевинных жмыхах (до 0,2%), остающихся после удаления касторового масла, жмыхи клещевины на корм скоту не используются.

б) Пиперин – алкалоид перца, содержание которого в семенах чёрного перца достигает 5-9%. Этот алкалоид токсичностью не обладает, а вызывает лишь ощущение местного жжения.

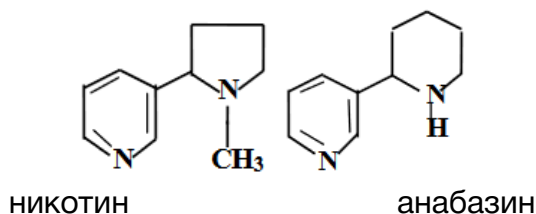


в) Лупинин, спартенин, лупанин – алкалоиды люпина. Наиболее ядовит среди них лупанин.



Содержание алкалоидов в семенах люпина составляет в среднем 0,5-3%, но безалкалоидных сортов их практически нет.

г) Никотин и анабазин – алкалоиды табака.



Содержание никотина в листьях различных видов табака составляет от 1 до 10% сухого вещества, а в зрелых семенах табака его нет. Никотин – сильный яд, действующий на центральную и периферическую нервную систему. Под действием никотина происходит сужение кровеносных сосудов, из-за чего повышается кровяное давление. Токсическая доза при приеме внутрь составляет всего 0,01-0,04 г, смерть наступает от паралича дыхания. Вследствие высокой токсичности в медицине не используется, а используется в ветеринарии и в сельском хозяйстве как средство борьбы с вредителями.

д) Атропин – алкалоид растений семейства Пасленовые (белена, дурман, красавка). Очень широко применяется в медицине, например, как средство, расширяющее зрачок.

е) Кокаин – алкалоид находящийся в южноамериканском растении кока. Действует на центральную нервную систему. Токсическая доза для человека 0,2 г, а высшая лечебная доза – 0,03 г.

### 3.4.5. Гликозиды.

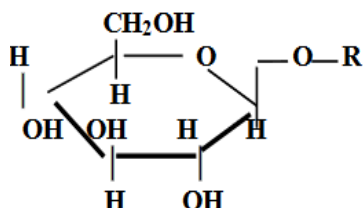
Гликозиды представляют собой твердые, кристаллизующиеся (иногда аморфные) вещества, растворимые в воде и спирте, чаще всего горького вкуса или обладающие ароматом. По химической природе гликозиды являются производными моносахаридов (гексоз и пентоз) и дисахаридов. В молекулах гликозидов остатки моно- или олигосахаридов через гликозидный гидроксил образуют связь с различными веществами неуглеводной природы, называемыми агликонами. В качестве агликонов в построении молекул гликозидов могут принимать участие остатки спиртов, ароматических соединений, стероидов, алкалоидов и т. д. Гликозиды в зависимости от строения углеводной части молекулы делят на ряд групп:

а) гликозиды пентоз, у которых агликон соединен с пятиуглеродным сахаром – ксилозой, арабинозой или рибозой. Их иногда называют соответственно ксилозидами, арабинозидами и рибозидами;

б) гликозиды гексоз, например глюкозиды, галактозиды и т. д.

В состав некоторых гликозидов входит два или три остатка моносахарида. В зависимости от конфигурации сахара, входящего в состав гликозида, различают  $\alpha$ - и  $\beta$ -гликозиды.

В природе чаще всего встречаются гликозиды на основе  $\beta$ -глюкозы, имеющие следующее общее строение:



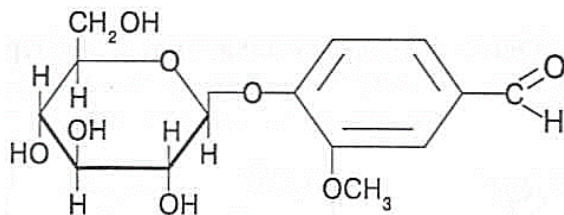
где R – неуглеводная часть молекулы (агликон).

Гликозиды содержатся во всех частях растений, особенно много их в молодых растениях. Содержание гликозидов меняется в зависимости от сорта и условий выращивания растений. В условиях жаркого сухого климата растения обычно накапливают больше гликозидов, чем в условиях холодного и влажного климата.

Гликозиды имеют большое практическое значение. Многие из них, синтезирующиеся в растениях, обладают лекарственными свойствами (сердечные гликозиды, арбутин) и их используют в медицине. Некоторые гликозиды используются в промышленности, например индикан для получения красителя индиго. Большое число гликозидов, обладающих токсическим действием на животные организмы, накапливается в семенах, плодах, листьях и в других органах растений, которые используются в пищу человеком или на корм скоту.

К наиболее известным гликозидам относятся:

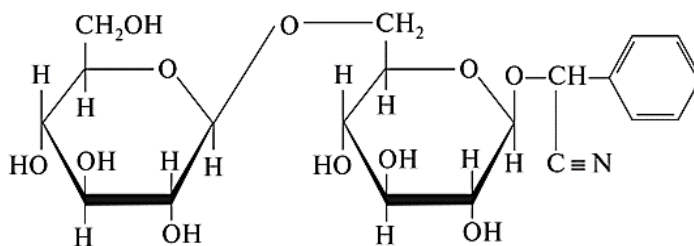
**Глюкованилин** – соединение  $\beta$ -глюкозы с остатком ароматического альдегида ванилина.



Глюкованилин довольно широко распространен в растительном мире, его больше в бобах ванили, откуда он получил свое название. Под действие ферментов глюкованилин легко расщепляется с образованием глюкозы и ванилина. Ванилин – ценное душистое вещество, его применяют в пищевой и парфюмерной промышленности, а также для производства некоторых медицинских препаратов.

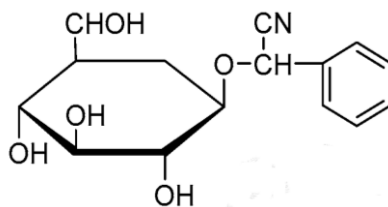
В ряде растений имеются так называемые цианогенные гликозиды, которые, накапливаясь в значительных количествах в отдельных органах, могут вызывать отравления человека и животных. Ядовитость этих гликозидов обусловлена тем, что при их гидролизе образуется синильная кислота. К настоящему времени выяснено строение 30 различных цианогенных гликозидов. Наиболее часто они встречаются в растениях семейств розоцветных, бобовых, а также в зеленой массе растений сорго.

**Амигдалин** – цианогенный гликозид, распадающийся при полном гидролизе на две молекулы  $\beta$ -глюкозы, бензойный альдегид и синильную кислоту:



Амигдалин найден в семенах многих плодов – яблок, вишен, слив, айвы, черешни, персика в количестве 0,2-0,8%. Особенно много его в косточках абрикоса (до 8,8%) и миндаля (до 3,5%). Содержащаяся в амигдалине синильная кислота может вызвать тяжелые отравления, так как ионы  $CN^-$  вызывают паралич дыхания. Амигдалин применяется в медицине.

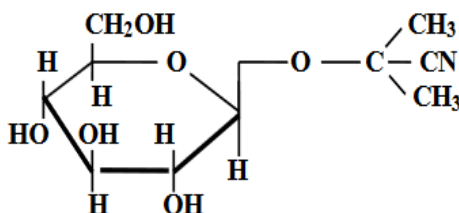
**Пруназин** – цианогенный гликозид, близкий по строению к амигдалину. Построен из остатков  $\beta$ -глюкозы, бензойного альдегида и синильной кислоты:



Пруназин найден в черемухе и некоторых других плодовых культурах.

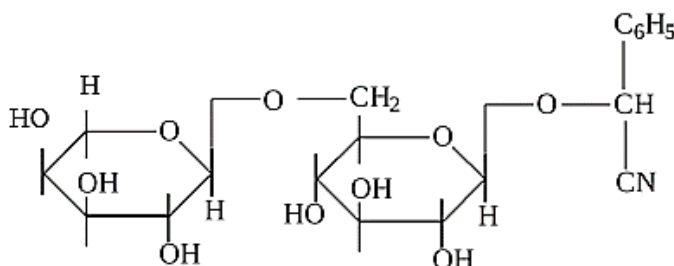
**Линамарин** – гликозид, содержащийся в количестве до 1-1,5% в семенах льна.

При гидролизе он распадается на  $\beta$ -глюкозу, ацетон и синильную кислоту:



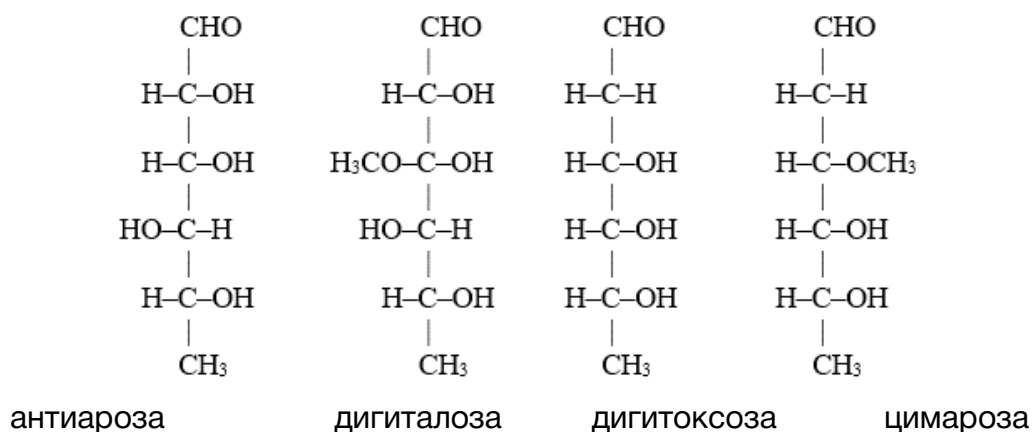
**Вицианин** – гликозид, содержащийся в семенах некоторых видов вики и фасоли.

В его состав входят арабиноза, глюкоза, бензойный альдегид и синильная кислота:



В зелёной массе ряда видов белого клевера, сорго и некоторых других растений также содержится один или несколько цианогенных гликозидов. Концентрация их может быть настолько высокой, что они вызывают отравление животных.

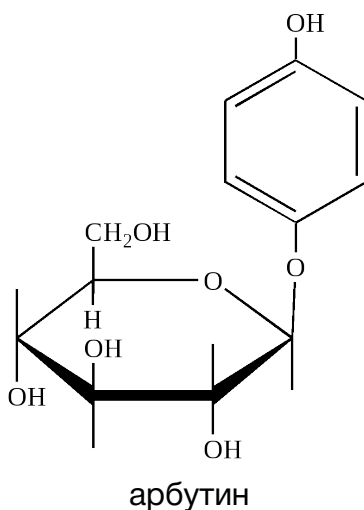
Сердечные гликозиды характеризуются сильным действием на сердечную мышцу. В их состав входят агликоны относящиеся к производным циклопентанопергидрофенантрена, и до 20 различных сахаров в качестве углеводных компонентом. Специфическими для сердечных гликозидов являются сахара – антиароза, дигиталоза, дигитоксоза, цимароза и др.



Сердечные гликозиды получают главным образом из растений семейств *Кутровые*, *Лилейные*, *Норичниковые* (род *Наперстянка*, или *Дигиталис*), *Крестоцветные*, *Лютиковые* и др. Обычно в этих растениях содержится несколько близких по строению гликозидов.

Все сердечные гликозиды в малых дозах оказывают специфическое действие на сердечную мышцу. Углеводная часть молекулы оказывает влияние на скорость и продолжительность их действия. Настойки и экстракты из растений, содержащих сердечные гликозиды, широко применяются в медицине.

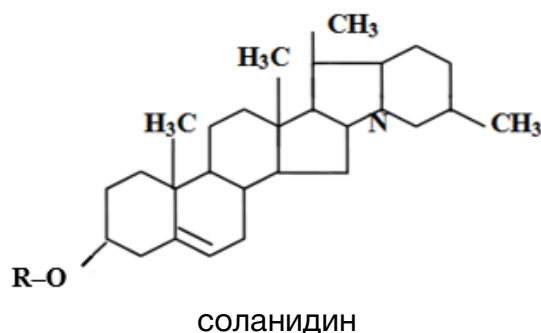
**Арбутин** – фенолгликозид, обладающий бактерицидными свойствами. Арбутин построен из остатков  $\beta$ -глюкозы и гидрохинона:



В наибольшем количестве (до 6%) арбутин содержится в листьях толокнянки и брусники. Его действие как антисептика объясняется тем, что при расщеплении в организме он образует гидрохинон.

**Гликоалкалоиды**, также, как и сердечные гликозиды являются производные циклопентанопергидрофенантрена. К ним относятся соланины и чаконины – ядовитые вещества горького вкуса, находящиеся в кожуре, ростках и ботве картофеля. Агликоном этих соединений является алкалоид соланидин, относящийся к стероидной группе алкалоидов:

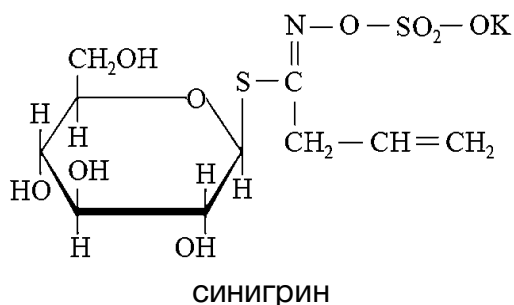




где R – остаток моносахаридов.

Гликоалкалоиды аналогичного строения находятся и в других растениях семейства Пасленовые.

**Синигрин** – гликозид, содержится в семенах горчицы и корнях хрена и обуславливает характерный жгучий вкус этих продуктов. Синигрин относится к группе S-гликозидов, где остаток агликона присоединен через серу:



Содержание синигрина в горчице и хрене составляет примерно 3% на сухую массу. Он содержится там в виде калиевой соли. Под действием ферментов синигрин расщепляется на  $\beta$ -глюкозу, аллилгорчичное масло ( $\text{CH}_2=\text{CH}-\text{CH}_2-\text{N}=\text{C}=\text{S}$ ) и гидросульфат калия ( $\text{KH SO}_4$ ).

**C-гликозиды** – группа соединений растительного происхождения, у которой сахар соединен непосредственно с углеродным «скелетом» агликона.

Содержание гликозидов в растениях может довольно резко изменяться в зависимости от сорта и условий их выращивания.

В зависимости от района произрастания растений содержание гликозидов в основном подчиняется той же закономерности, что и алкалоидов: при выращивании в более южных районах концентрация гликозидов в растениях обычно выше, чем в северных.

Тип почвы и удобрения также оказывают влияние на концентрацию гликозидов. На более плодородных почвах и особенно на почвах с повышенным содержанием азота и с внесением азотных удобрений концентрация гликозидов повышается. Фосфорные удобрения приводят к уменьшению содержания гликозидов в растениях, а калийные удобрения не изменяют или несколько снижают их содержание.

### Контрольные вопросы

1. Что такое витамины?
2. Перечислите жирорастворимые витамины.
3. Перечислите водорастворимые витамины.
4. Какие авитаминозы наблюдаются при недостатке витаминов: А, D, Е, К, С, РР и других.
5. Какова биологическая роль витаминов в живых организмах.
6. Какие витамины относятся к жирорастворимым? В каких органах растений они наиболее распространены? Каковы функции жирорастворимых витаминов в организме человека?
7. Какие витамины относятся к группе В? Их распространение в растениеводческой продукции. Каковы функции витаминов группы В в организме человека?
8. В каких органах растения содержится витамин С. Каковы его функции в организме человека?
9. Что такое авитаминозы, каков характер их действия?
10. Перечислите вещества вторичного происхождения. Почему их так называют?
11. Как влияют алкалоиды на качество растительной продукции?
12. Как влияют органические кислоты на качество растительной продукции?
13. Как влияют гликозиды на качество растительной продукции?

## 4. ДЫХАНИЕ КАК ЦЕПЬ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНЫХ ОКИСЛИТЕЛЬНО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ РЕАКЦИЙ

### 4.1. Дыхание как окислительный процесс

Дыхание – это процесс окисления органических веществ до углекислого газа и воды с освобождением энергии в форме АТФ и тепла.

В процессе дыхания происходит цепь последовательных окислительно-восстановительных превращений органических веществ, в ходе которых одно вещество окисляется, а другое восстанавливается. Однако по суммарному эффекту окислительно-восстановительных реакций дыхание является окислительным процессом.

Суммарное уравнение химических превращений при дыхании:

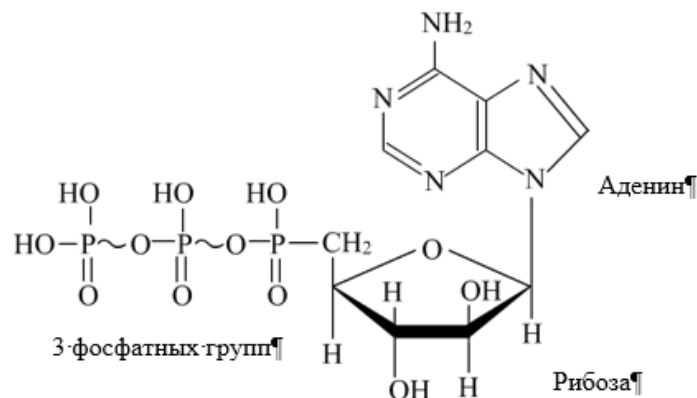


При полном окислении 1 моля глюкозы поглощается 6 молей кислорода, выделяется эквивалентное количество углекислого газа и освобождается 2867 кДж энергии.

При дыхании имеют место различные пути окисления веществ: 1) за счет присоединения кислорода; 2) путем отнятия водорода; 3) путем отнятия электрона – при этом может теряться отрицательный заряд или увеличиваться положительный.

Дыхание называют процессом «медленного горения». При горении, как и при дыхании поглощается кислород, выделяется углекислый газ, энергия. Однако в отличие от горения, где вся энергия выделяется в виде света и тепла, при дыхании лишь часть энергии выделяется в виде тепла, а значительная ее часть аккумулируется в макроэргических связях АТФ – аденозинтрифосфорной кислоты. Это вещество является универсальным аккумулятором и донором энергии у всех живых организмов на Земле, для всех жизненных процессов где необходима затрата энергии.

Схема строения молекулы АТФ:



Молекула АТФ состоит из аденина, рибозы, к которой присоединены три остатка фосфорной кислоты, причем два последних из них называемые макроэргические связи между кислородом и фосфором.

При расщеплении этой связи на каждый моль отщепленной фосфорной кислоты освобождается 42 кДж энергии, что примерно в 3 раза больше, чем при расщеплении обычной ковалентной связи.

Процесс образования АТФ за счет энергии окисления называется окислительное фосфорилирование. Оно может быть субстратным и в ЭТЦ (электронно-транспортной цепи). Субстратного фосфорилирование идет путем сопряжения процесса окисления с фосфорилированием. В ЭТЦ создание макроэргических связей происходит при переносе электронов (протонов) с НАДФ·Н<sub>2</sub> и ФАД·Н<sub>2</sub> на кислород.

## ***4.2. Ферментные системы дыхания***

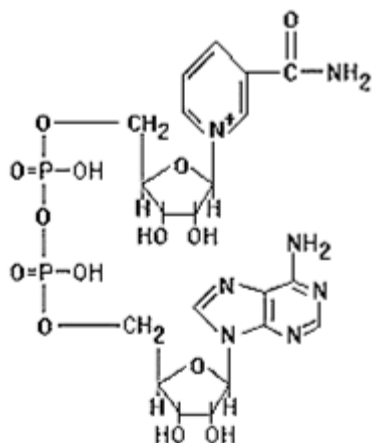
Реакции метаболизма в живых организмах катализируются ферментами. Дыхательный процесс требует предварительной ферментативной активации кислорода (доказал А.Н. Бах) и водорода (показал В.И. Палладин).

Ферменты, катализирующие окислительно-восстановительные превращения дыхательных субстратов, могут быть разделены на четыре группы: 1) дегидрогеназы – активаторы и переносчики водорода; 2) оксидазы – активаторы молекулярного кислорода; 3) система цитохромов, или электронно-транспортная цепь (ЭТЦ) – ферментные комплексы переноса электрона; 4) вспомогательные ферменты. Первые три группы относятся к ферментам класса 1 – Оксидоредуктазы (приложение 2). В группу вспомогательных входят ферменты разных классов.

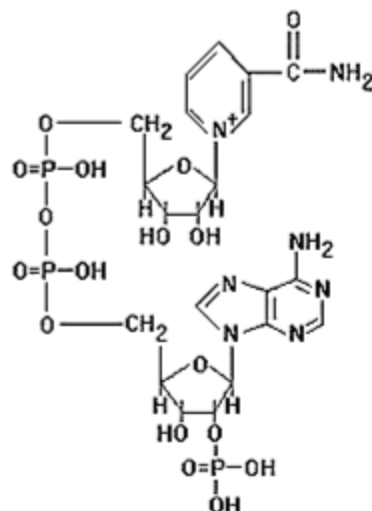
**1) Дегидрогеназы.** Основная их функция – активирование водорода в молекуле дыхательного субстрата и отделение его от окисляемого вещества, или дегидрирование, т. е. окисляют вещества путем отнятия водорода.

По характеру действия, различают анаэробные и аэробные дегидрогеназы.

Анаэробные дегидрогеназы – это двухкомпонентные ферменты, которые легко диссоциируют на белок и активную группу – кофермент. Коферментами анаэробных дегидрогеназ являются пиридиннуклеотиды: никотинамидадениндинуклеотид (НАД<sup>+</sup>) или никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ<sup>+</sup>). Один из нуклеотидов содержит аденин и сахар рибозу, в состав другого нуклеотида входит производные пиридина – амид никотиновой кислоты (витамин РР) и также сахар рибоза. Нуклеотиды соединены между собой двумя остатками фосфорной кислоты. У НАДФ<sup>+</sup>, кроме того, имеется еще и третий остаток фосфорной кислоты, связанный с рибозой, присоединенной к аденину.

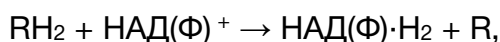


никотинамидадениндинуклеотид  
(НАД)



никотинамидаденин-  
динуклеотидфосфат (НАДФ)

Активной группой пиридиновых дегидрогеназ является пиридиновое кольцо. При восстановлении к одному из углеродных атомов пиридинового кольца присоединяются протон и электрон (т. е. атом водорода). Второй электрон присоединяется к положительно заряженному атому азота, а оставшийся протон переходит в окружающую среду и может быть использован в последующих реакциях. Восстановленные формы этих дегидрогеназ обозначают: НАД·Н<sub>2</sub> и НАДФ·Н<sub>2</sub>. Схематически процесс взаимодействия НАД<sup>+</sup> или НАДФ<sup>+</sup> с окисляемым субстратом может быть представлена так:



где через RH<sub>2</sub>, обозначается окисляемый, а через R – окисленный субстрат.

Несмотря на структурную близость НАД<sup>+</sup> и НАДФ<sup>+</sup>, они, как правило, друг друга не заменяют. Действие ряда дегидрогеназ сопряжено с НАД<sup>+</sup>, тогда как других с НАДФ<sup>+</sup>. В тоже время эти две формы коферментов дегидрогеназ могут взаимно превращаться друг в друга и находиться в состоянии динамического равновесия, причем НАД<sup>+</sup> обычно содержится в больших количествах, чем НАДФ<sup>+</sup>.

Анаэробные дегидрогеназы окисляют путем отщепления водорода самые разнообразные органические вещества. Известно свыше 150 анаэробных дегидрогеназ. Специфичность (т. е. какое вещество или группировку атомов они окисляют) зависит от белковой части к которой присоединен кофермент.

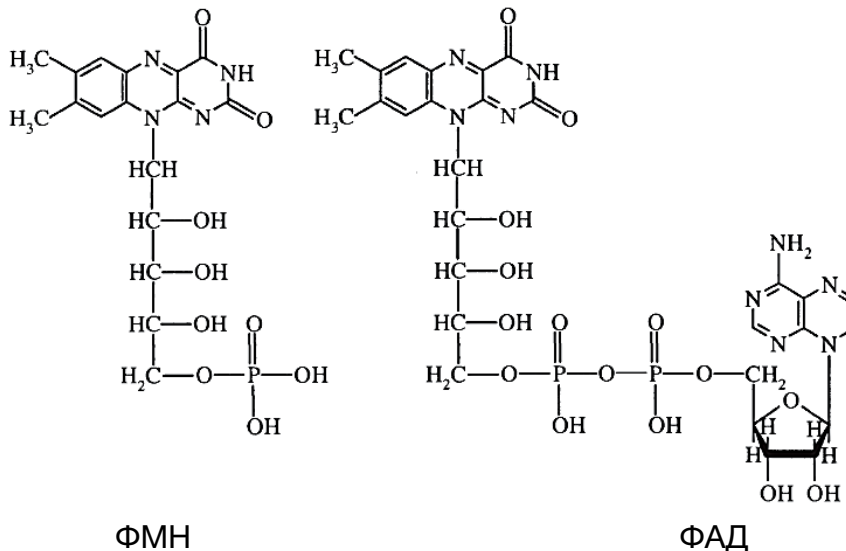
Восстановленные пиридиновые дегидрогеназы обладают высоким восстановительным потенциалом. Они могут передавать водород на другие соединения, восстанавливая их. Сами дегидрогеназы переходят при этом в окисленную форму.

Восстановленные анаэробные дегидрогеназы не могут передавать снятый с субстрата водород на кислород (почему их и называют анаэробными). Они передают его на промежуточные переносчики – аэробные дегидрогеназы.

Аэробные дегидрогеназы – это двухкомпонентные ферменты, в состав которых входит рибофлавин (витамин В<sub>2</sub>). Эти ферменты называют флавиновыми. Их коферментами являются ФАД и ФМН.

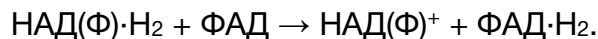
Активной группой флавиномононуклеотида (ФМН) является фосфорный эфир витамина В<sub>2</sub>, т. е. соединение азотистого основания диметилизоаллоксазина с остатком пятиуглеродного спирта рибита и фосфорной кислоты.

Активной группой флавинадениндинуклеотида (ФАД) является соединение диметилизоаллоксазина и рибита объединенны через два остатка фосфорной кислоты с рибозой и аденином.



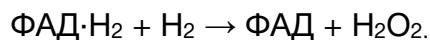
В аллоксазиновом кольце этих дегидрогеназ имеются два атома азота способные обратимо присоединять водород, что происходит при одновременном изменении положения двойных связей.

Аэробные дегидрогеназы могут отщеплять водород непосредственно с некоторых органических соединений, но чаще всего они выступают промежуточными переносчиками водорода с анаэробных дегидрогеназ:

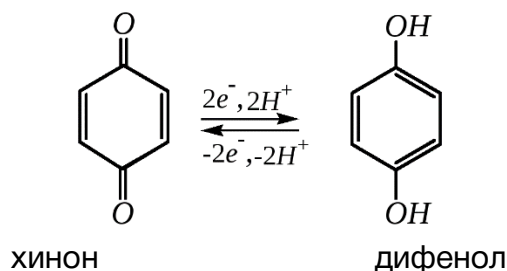


Восстановленные аэробные дегидрогеназы (ФАД·Н<sub>2</sub> и ФМН·Н<sub>2</sub>) могут передавать водород на разные вещества.

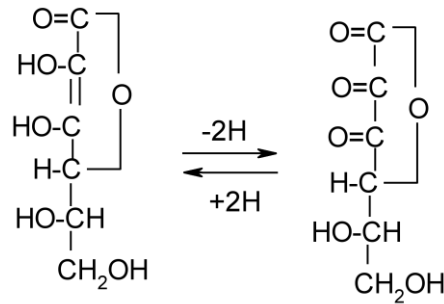
Во-первых, непосредственно на кислород с образованием перекиси водорода:



Во-вторых на хиноны:



В-третьих, на дегидроаскорбиновую кислоту:



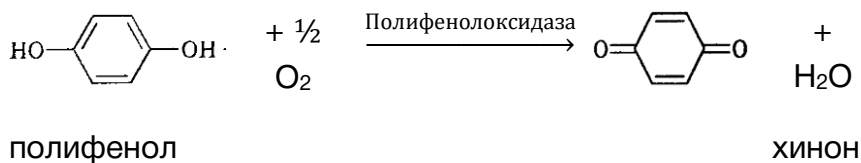
аскорбиновая кислота

дегидроаскорбиновая кислота

Во всех этих случаях энергия выделяется в виде тепла, а АТФ не образуется. Поэтому чаще аэробные дегидрогеназы передают электроны от водорода в систему цитохромов, где большая часть энергии аккумулируется в макроэргических связях молекулы АТФ.

**2) Оксидазы.** Это многочисленная группа ферментов, функции которых состоят в активировании кислорода, и соответственно они катализируют заключительные этапы окисления с образованием воды. Основная роль в этой группе принадлежит ферментам содержащим медь (полифенолоксидаза, аскорбинатоксидаза) и геминное железо (пероксидаза, цитохромоксидаза).

**Полифенолоксидаза.** Она окисляет полифенолы (неокрашенные соединения) используя кислород перекиси водорода до хинонов (окрашенные соединения):



полифенол

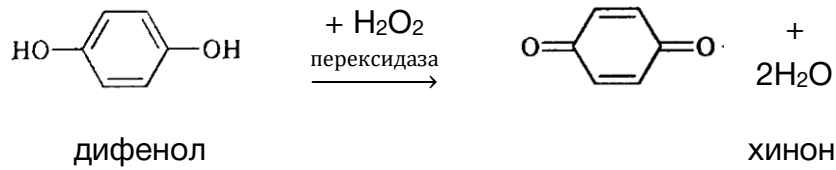
хинон

Высокая активность полифенолоксидазы характерна для тканей листьев чая, клубней и листьев картофеля, корнеплодов сахарной свеклы, семян люпина, гороха, тыквы.

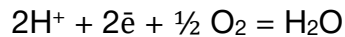
В связи с окислением полифенолов в хиноны при участии полифенолоксидазы происходит побурение срезов яблок, клубней картофеля, корнеплодов сахарной свеклы.

**Аскорбинатоксидаза.** Используя молекулярный кислород окисляет аскорбиновую кислоту (витамин С) до дегидроаскорбиновой кислоты с образованием перекиси водорода, активный кислород который используется для окисления других соединений. Этот путь активации кислорода имеет место у всех хлорофиллсодержащих растений, особенно широко он распространен в листьях капусты.

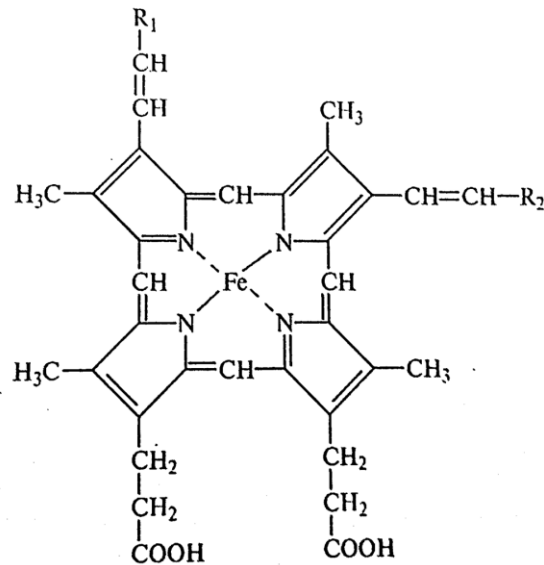
**Пероксидаза.** Осуществляет окисление полифенолов и некоторых других органических соединений используя для этого кислород перекиси водорода:



**Цитохромоксидаза (цитохром аз).** Это конечный фермент системы цитохромов. Он активирует кислород воздуха и использует его для образования воды:



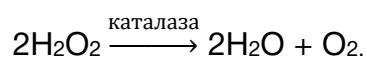
**3) Система цитохромов дыхания.** Известно более 20 цитохромов. Все они в молекуле имеют порфириновое ядро, состоящее из четырех пиррольных колец, соединенных метиновыми (=CH-) мостиками, с атомом железа в центре:



Такая структура называется железопорфирином или гемом, а железо – геминным.

Атом железа в ядре порфирина способен менять валентность с +2 до +3 и обратно, что важно при переносе электрона от цитохрома к цитохрому с образованием макроэргических связей АТФ. Последним в ЭТЦ стоит фермент цитохром аз – цитохромоксидаза, которая активирует кислород воздуха и передает электрон на кислород с образованием воды.

**4) Вспомогательные ферменты.** Это ферменты из различных классов. Они не участвуют в окислительно-восстановительных реакциях дыхания, но очень важны для этого процесса. Из класса 1. Оксидоредуктазы следует отметить фермент каталазу, которая разлагает перекись водорода до воды и молекулярного кислорода и тем самым предохраняет структуры клетки от самоокисления:





Вспомогательные ферменты из классов: трансферазы, лиазы, декарбоксилазы, изомеразы осуществляют подготовку молекулы субстрата к окислению.

Среди них имеют большое значение ферменты класса 2 (Трансферазы) катализирующие перенос целых атомных группировок от одного соединения к другому. Так под действием фосфотрансфераз происходит перенос остатков фосфорной кислоты от АТФ на глюкозу или фруктозу, что делает молекулу сахара химически более активной.

Из ферментов класса 4 (Лиазы) следует отметить гидролиазы осуществляющие реакции отщепления и присоединения воды и декарбоксилазы – катализирующие отщепление углекислого газа.

Важное место в реакциях дыхания имеют ферменты класса 5 (Изомеразы), которые осуществляют внутреннюю перестройку атомов в молекуле.

Из группы вспомогательных ферментов также следует отметить кофермент А – сложное соединение, в состав которого входят остаток аденозина, пантотеновая кислота и тиоэтанолмочевина, являющиеся небелковой частью ферментов трансфераз.

Используя обе макроэргические связи АТФ кофермент А может образовывать ацилтиоэфиры. Важную роль среди этих соединений играет ацетил кофермент А. Это соединение имеет тиоловую макроэргическую связь, при гидролизе которой освобождается 32,2 кДж энергии на моль.

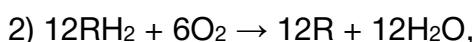
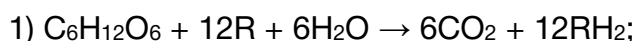
### ***4.3. Дыхание как цепь последовательных окислительно-восстановительных реакций***

Основной путь окисления органических веществ – гексозомонофосфатный.

Множество окислительно-восстановительных реакций этого пути дыхания можно разделить на 2 этапа: 1) гликолиз (анаэробная фаза); 2) аэробная фаза (цикл Кребса и окислительное фосфорилирование в электронно-транспортной цепи (ЭТЦ).

#### **4.3.1. Первый этап дыхания – гликолиз (анаэробная фаза дыхания).**

Палладин В. И. в 1912 г. разработал два классических уравнения дыхания:



где R – акцептор водорода, а RH<sub>2</sub> – акцептор кислорода.

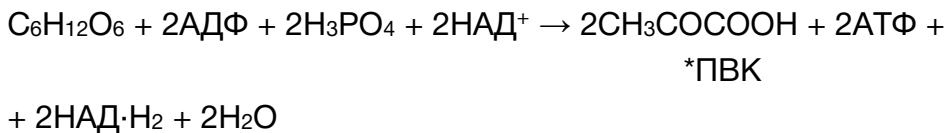
Из первого уравнения видно, что начальным этапом дыхания является анаэробный процесс окисления вещества путем отнятия водорода (дегидрированием).

В настоящее время установлено, что дегидрирование органических веществ на первом этапе дыхания (в гликолизе) сопровождается выделением энергии и АТФ, синтезируется непосредственно в реакциях окисления субстрата. Синтез АТФ за счет

энергии, которая выделяется при отнятии водорода называется субстратным окислительным фосфорилированием. Гликолиза происходит в цитоплазме на эндоплазматической сети.

**Анаэробная фаза** включает 13 последовательных реакций, которые можно представить в виде суммарного уравнения гликолиза.

Суммарное уравнение гликолиза:



\*ПВК – пировиноградная кислота.

Схематично реакции гликолиза представлены на рисунке 4.1

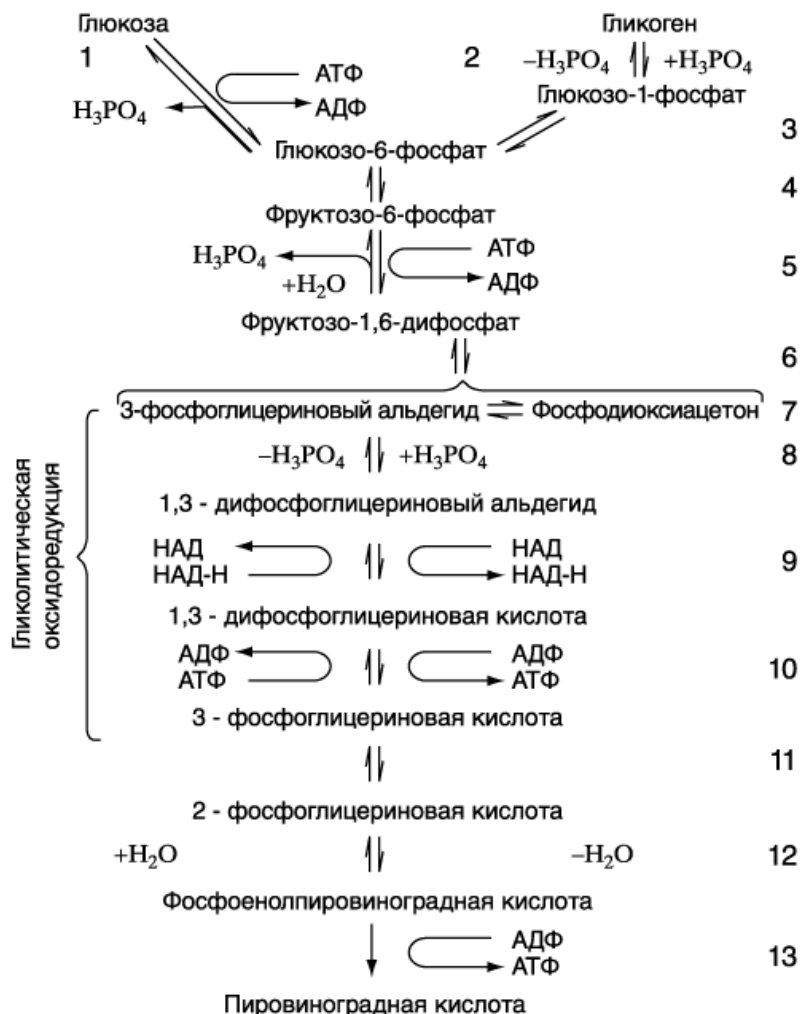
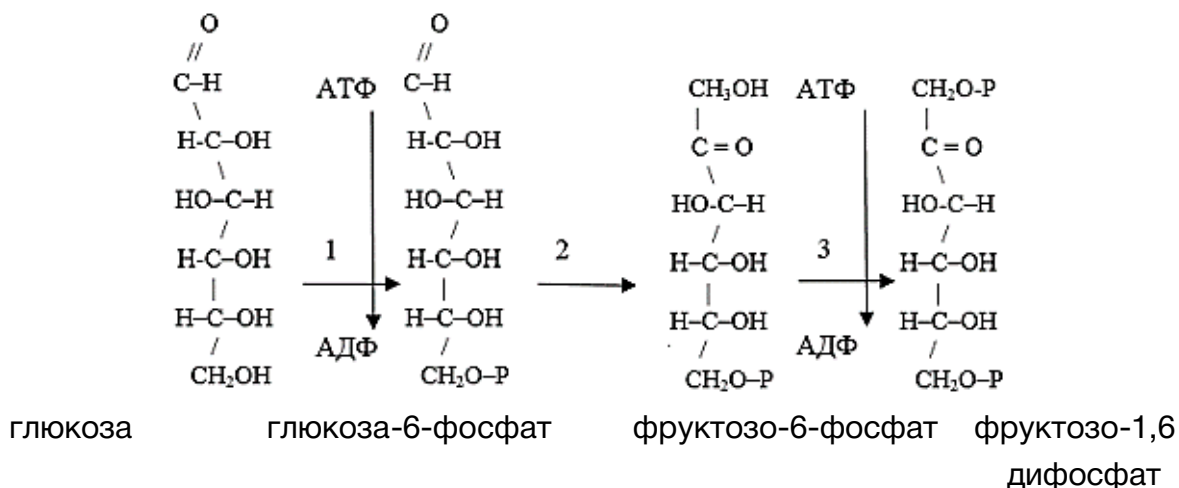


Рис. 4.1 Схема гликолиза

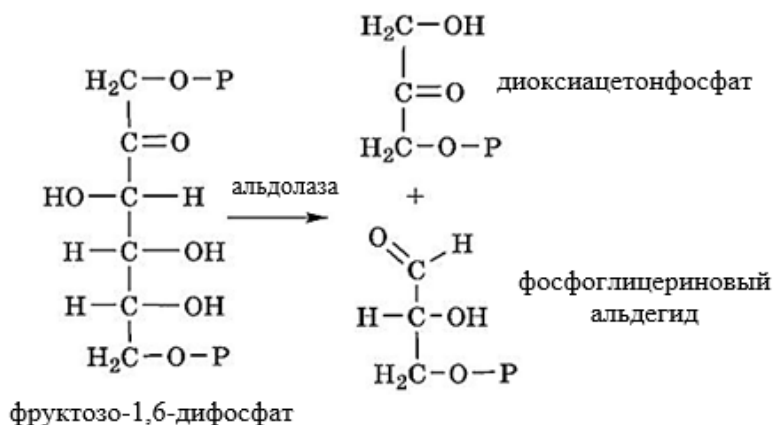
Реакции первой фазы дыхания можно разделить на 4 стадии:

**1 стадия** – двукратное фосфорилирование молекул сахара и изомеризация глюкозы в фруктозу с затратой 2-х макроэнергических связей АТФ.

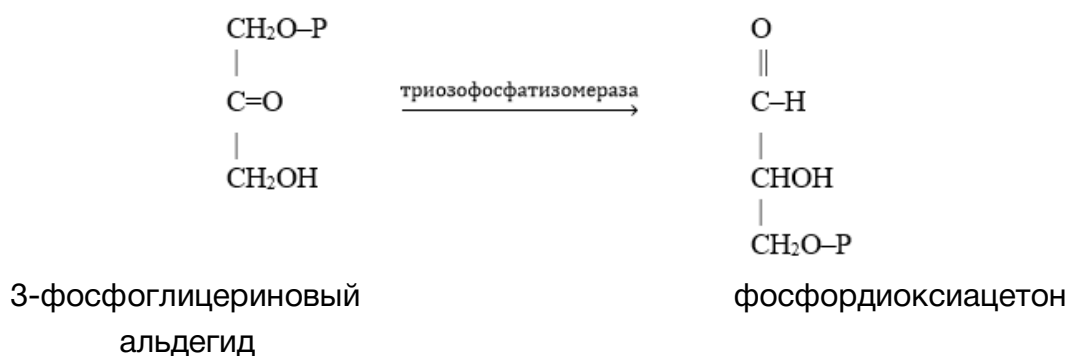


В этих реакциях участвуют ферменты: гексокиназа, глюкозофосфат-изомераза, фосфофруктокиназа.

**2 стадия.** Расщепление сахара гексозы до двух триоз: фосфоглицеринового альдегида и фосфодиоксиацетона при участии фермента альдолазы.



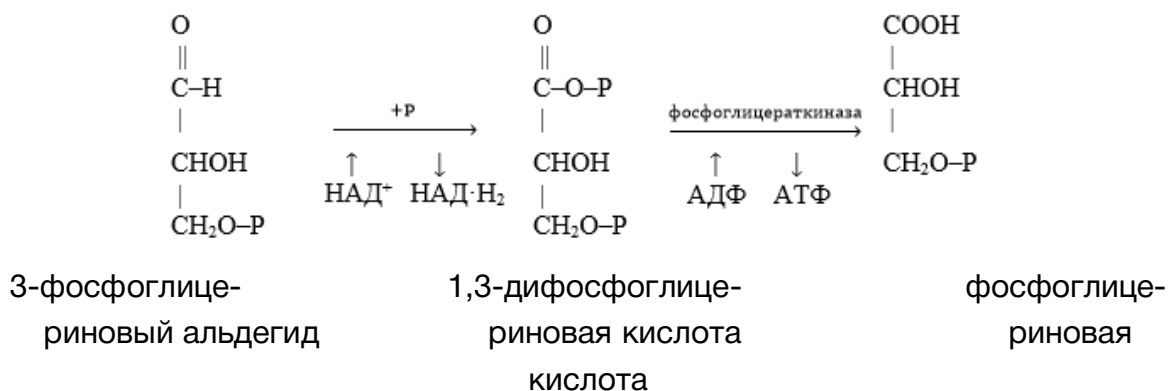
Фосфордиоксиацетон не накапливается и при участии фермента триозофосфатизомеразы превращается в 3-фосфоглицериновый альдегид.



На второй стадии гликолиза из одной молекулы шестиуглеродного сахара (гексозы) образуется 2 молекулы трехуглеродного сахара (триозы) – 3-

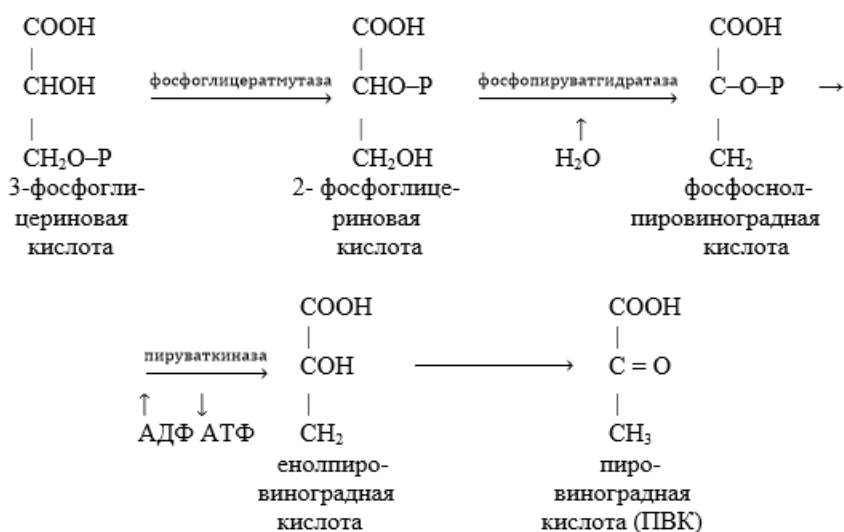
фосфоглицеринового альдегида. Начальные и конечные продукты этих реакций энергетически равноценны. Энергия здесь не поглощается и не выделяется. Поэтому под действием фермента альдолазы реакция может носить обратимый характер.

**3 стадия** – окисление 3-фосфоглицеринового альдегида в 3-фосфоглицериновую кислоту:



На этой стадии осуществляется единственная в гликолизе реакция окисления субстрата. Анаэробная дегидрогеназа НАД<sup>+</sup> отцепляет водород от 3-фосфоглицеринового альдегида. Одновременно присоединяется неорганический фосфат и образуется дважды фосфорилированная молекула 1,3-дифосфоглицериновой кислоты. Причем, одна фосфорная связь между кислородом и фосфором – макроэргическая. На основе ее энергии в ходе окислительного фосфорилирования происходит синтез АТФ.

**4 стадия** – образование еще одной макроэргической связи и превращение фосфоснолпировиноградной кислоты в пировиноградную кислоту.



На четвертой стадии гликолиза 3-фосфоглицериновая кислота изомеризуется в 2-фосфоглицериновую кислоту и далее при дегидратации в фосфоэнолпировиноградную кислоту. Энергия окисления используется на создание

макроэргической связи. Далее эта макроэргическая связь используется для образования АТФ и энолпировиноградная кислота превращается в конечный продукт гликолиза молекулу ПВК ( $\text{CH}_3\text{COCOON}$ ).

Таким образом, энергетический выход гликолиза – две молекулы АТФ. Кроме того, образовались две молекулы  $\text{НАД}\cdot\text{H}_2$ . При их окислении в электронно-транспортной цепи на кристах митохондрий образуется 6 молекул АТФ.

#### 4.3.2. Возможные пути превращения ПВК в растении.

Пировиноградная кислота (ПВК) – конечный продукт гликолиза и может превращаться в растении по-разному (рис. 4.2).

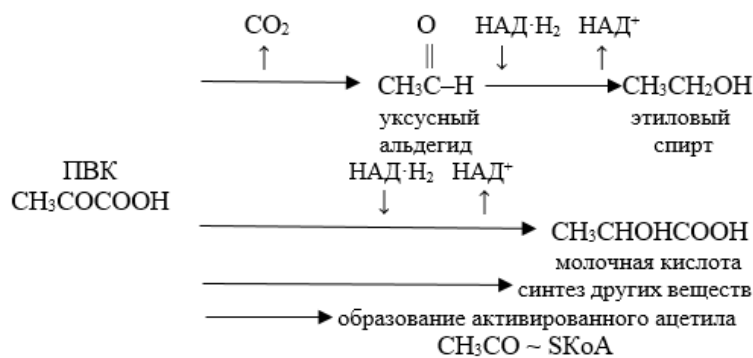


Рис. 4.2 Возможные пути превращения ПВК в растении.

В анаэробных условиях она может превращаться в молочную кислоту или в этиловый спирт.

Следует отметить, что в клетках растений чаще всего образуется этиловый спирт. При длительном анаэробии накапливающийся спирт может отравлять клетку, приводить ее к гибели. Это может наблюдаться при хранении свежесобранного или влажного зерна в больших, плохо аэрируемых буртах, при прорастании зерна и нахождении растений в условиях переувлажнения или при затоплении, а также у озимых культур под ледяной коркой.

Пировиноградная кислота является промежуточным продуктом для синтеза многих веществ. Она может участвовать в синтезе углеводов, является связующим звеном между углеводным и белковым обменами. При присоединении к ПВК аммиака образуется аминокислота аланин, из которой путем переаминирования могут образоваться другие аминокислоты.

В аэробных условиях основным путем превращения ПВК являются реакции образования ацетила-комплекса ацильного остатка с коферментом А ( $\text{HS-KoA}$ ) – активированного ацетила (ацетил –  $\text{KoA}$ ). Это сложный процесс, катализируемый мультиферментным комплексом. Суммарное уравнение этих реакций:

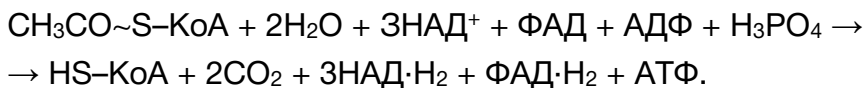


Активированный ацетил может быть использован для синтеза жирных кислот – основной составной части молекулы жира. В свою очередь, при распаде жирных кислот, образовавшийся ацетил – КоА может включаться в реакции дыхательного процесса. Так осуществляется дыхание за счет жира и его синтез из углевода через промежуточные продукты дыхания.

#### 4.3.3. Второй этап дыхания – аэробная фаза (цикл Кребса и окислительное фосфорилирование).

**Цикл Кребса.** Реакции цикла Кребса проходят в матриксе митохондрии. Этот цикл называют цикл ди- и трикарбоновых кислот (рисунок 4.3).

Реакции цикла Кребса можно записать в виде уравнения:



В этом цикле происходят реакции четырех типов.

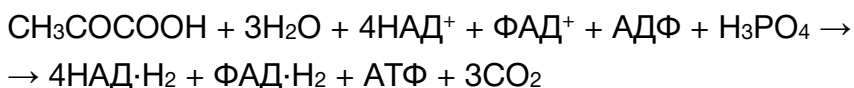
1) Реакции подготовки субстрата к окислению, в ходе которых молекулы преобразуются. В трёх реакциях это сопровождается присоединением воды.

2) Реакции декарбоксилирования – отщепление углекислого газа. Это происходит дважды.

3) Реакция временного присоединения HS-CoA, с образованием макроэргического соединения – активированной янтарной кислоты и реакция реализации макроэргической связи этого вещества в макроэргическую связь АТФ (субстратное фосфорилирование).

4) Собственно реакции окисления, их четыре. Три раза водород отнимает от субстрата НАД<sup>+</sup> и один раз ФАД. Образуется три молекулы НАД·Н<sub>2</sub> и одна – ФАД·Н<sub>2</sub>.

Суммарно реакции окислительного расщепления ПВК перед входом в цикл Кребса и реакции самого цикла можно представить в виде уравнения:



Цикл Кребса – аэробная фаза, хотя молекулярный кислород в ней не участвует. Он нужен для освобождения НАД·Н<sub>2</sub> и ФАД·Н<sub>2</sub> от водорода. При отсутствии кислорода реакции цикла остановятся, т. к. они идут с участием ферментов дегидрогеназ.

Освобождение НАД·Н<sub>2</sub> и ФАД·Н<sub>2</sub> от водорода и синтез АТФ происходит на кристах митохондрий.

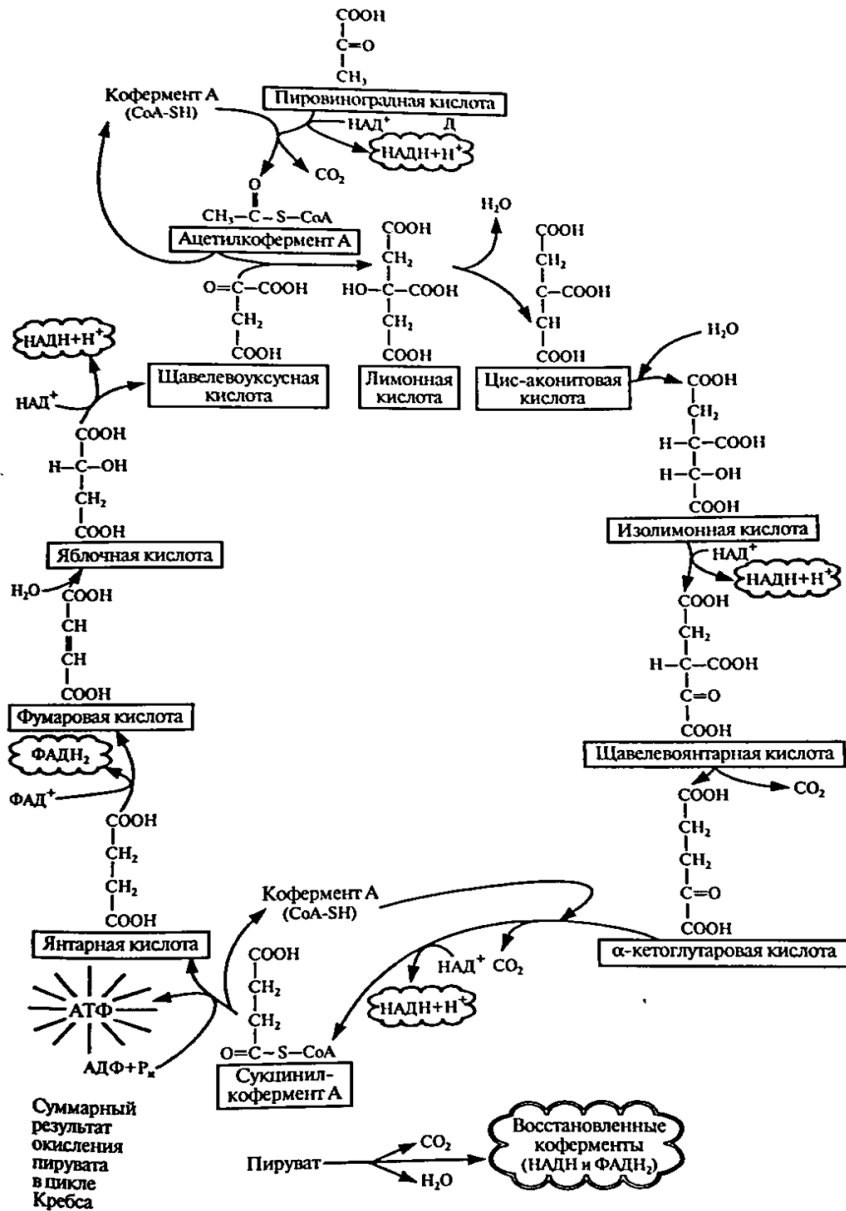


Рис 4.3 Цикл Кребса

Окислительное фосфорилирование происходит на кристах митохондрий, в которых расположены ферменты цитохромы – электронно-транспортная цепь (ЭТЦ). На рис. 4.3 представлена схема ЭТЦ:

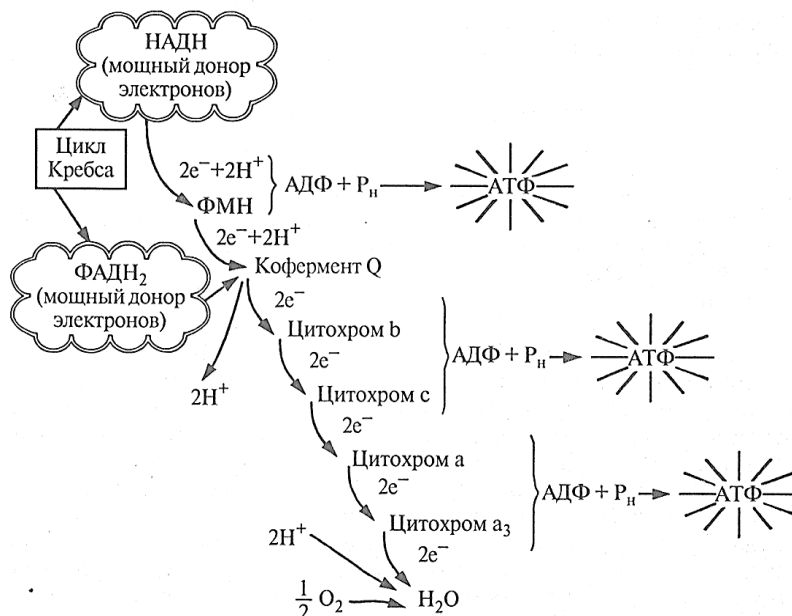
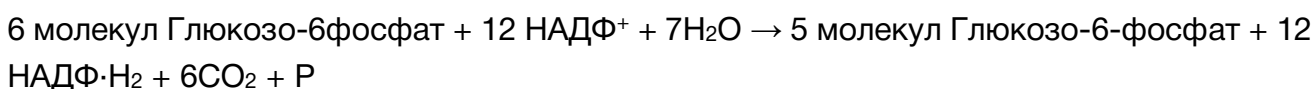


Рис. 4.3 Схема электронно-транспортной цепи (ЭТЦ)

Три макроэргические связи АТФ образуются при переносе двух электронов и двух протонов от НАД·Н<sub>2</sub> на ФАД·Н<sub>2</sub>, двух электронов от цитохромов «b» на цитохромы «c» и двух электронов от цитохром «a» через цитохромоксидазу на кислород. На конечном звене при участии цитохромоксидазы происходит объединение протонов, электронов и кислорода с образованием воды. В созданных трех молекулах АТФ аккумулируется около 42% энергии НАД·Н<sub>2</sub>, остальная рассеивается в виде тепла.

Кроме гексозомонофосфатного пути окисления органических веществ в клетке может проходить пентозофосфатный цикл. Общее уравнение пентозофосфатного цикла имеет следующий вид:



Суммарное уравнение показывает, что за цикл происходит полное окисление одной молекулы глюкозы до конечного продукта – CO<sub>2</sub>. При этой значительная часть освободившейся энергии аккумулируется в виде 12 молекул НАДФ·Н<sub>2</sub>. Эта энергия может использоваться на синтез макроэргических связей АТФ. При этом, как и в случае с НАД·Н<sub>2</sub>, каждая молекула НАДФ·Н<sub>2</sub> может дать при окислении 3 макроэргических связи. Таким образом, на 12 молекул НАДФ·Н<sub>2</sub> может образоваться 36 молекул АТФ из АДФ. Следует учесть, что одна молекула АТФ будет использована в начале цикла на фосфорилирование, поэтому чистый возможный энергетический выход – 35 макроэргических связей на одну окисленную молекулу глюкозы, т. е. примерно столько же как через гликолиз и цикл Кребса.

Однако большое физиологическое значение этот цикл имеет не как источник АТФ, а как источник НАДФ·Н<sub>2</sub>, энергия которого широко используется в восстановительных



реакциях. Кроме того в пентозофосфатном цикле образуется рибулез-5-фосфат – акцептор углекислого газа при фотосинтезе.

Пентозофосфатный цикл осуществляется в цитоплазме, он широко распространен у растений, особенно в хорошо аэрируемых органах, например в листьях.

### **Контрольные вопросы**

1. Перечислите этапы дыхания.
2. Каким образом могут окисляться вещества в клетке?
3. Назовите конечный продукт гликолиза.
4. Каковы возможные пути превращения пировиноградной кислоты?
5. Почему цикл Кребса относят к аэробной фазе дыхания?
6. Что такое окислительное фосфорилирование?
7. Какие типы реакций идут в цикле Кребса?
8. Какие группы ферментов участвуют в дыхании?
9. Каков энергетический выход дыхания?
10. Каким образом дыхание связано с синтезом жиров?
11. Каким образом дыхание связано с синтезом аминокислот?

## 5. БИОХИМИЧЕСКИЕ И ФОТОХИМИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ ФОТОСИНТЕЗА

### 5.1. Общая характеристика фотосинтеза

Фотосинтез – процесс преобразования зелеными растениями энергии света в энергию химических связей. При фотосинтезе из неорганических веществ  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  создается органическое вещество, одновременно происходит выделение кислорода.

Все реакции фотосинтеза разделяют, во-первых, на световые (фотофизические и фотохимические) и, во-вторых, на темновые (ферментативные химические). Для прохождения первых используется энергия поглощенного кванта света, а для прохождения вторых – вещества, созданные в световых реакциях.

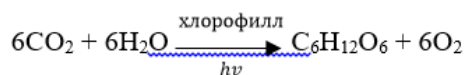
Фотосинтез – это восстановительный процесс, при котором углекислый газ насыщается водородом от воды при участии хлорофилла, поглотившего энергию солнечных лучей. Эта энергия используется в фотохимических реакциях световой стадии фотосинтеза. Для осуществления темновой стадии свет не нужен. Они проходят за счет энергии накопленной в световых реакциях.

Таким образом, в реакциях световой стадии идет преобразование энергии солнечного света, и они проходят только на свету.

В результате фотохимических реакций фотосинтеза образуются НАДФ· $\text{H}_2$  (восстановленная форма фермента дегидрогеназы с коферментом НАДФ) и АТФ и кислород, который выделяется из листа.

В темновой фазе фотосинтеза, в ходе биохимических реакций происходит восстановление углекислого газа до глюкозы с использованием НАДФ· $\text{H}_2$  и АТФ.

Суммарно реакции фотосинтеза можно представить в виде общего уравнения фотосинтеза:



Следует отметить, что в реакциях темновой стадии непосредственного использования энергии солнечного света не требуется.

### 5.2. Пигменты фотосинтеза

Фотохимические реакции фотосинтеза (фотосенсибилизация) – это реакции преобразования электромагнитной энергии Солнца в энергию химических связей НАДФ· $\text{H}_2$  и АТФ. Роль фотосенсибилизатора выполняет хлорофилл – зеленый пигмент.

Кроме зеленых пигментов в фотосинтезе участвуют желто-оранжевые пигменты – каротиноиды.



кольца, расположенных по концам молекулы. В молекуле обилие двойных связей, чередующихся с одинарными. Это определяет способность каротина поглощать квант света и передавать энергию возбуждения на хлорофилл. При распаде молекулы  $\beta$ -каротина на 2 равные части образуются 2 молекулы витамина А.  $\alpha$ -Каротин отличается от  $\beta$ -каротина только расположением двойной связи в одном из ионных колец. Он при распаде даёт только одну молекулу витамина А. Каротины обладают сильно выраженными гидрофобными свойствами.

Ксантофиллы отличаются от каротина наличием кислорода, присоединённого к ионным кольцам. В зеленых листьях из ксантофиллов наиболее часто встречается лютеин ( $C_{40}H_{56}O_2$ ).

Каротиноиды при фотосинтезе, поглощают кванты света и передают энергию возбуждения на хлорофилл, защищают хлорофиллы от разрушающего действия атомарного кислорода и коротковолновых фиолетовых лучей. Содержание хлорофилла «а» примерно в 3 раза больше, чем хлорофилла «б», каротиноидов в 3 раза меньше хлорофилла. Причем ксантофилла вдвое больше каротина.

Спектры поглощения хлорофиллов лежат в красных (640-720 нм) и сине-фиолетовых (380-510 нм) лучах. Спектр поглощения каротиноидов лежит в фиолетово-синей области от 400 до 500 нм.

Пигменты фотосинтеза расположены в хлоропластах – в мембранах тиллакоидов гран.

Хлоропласт – это специализированная органелла фотосинтеза, он окружен двумя мембранами (рис. 6.2). Наружная мембрана гладкая, а внутренняя, впячиваясь, образует систему ламелл – плоских пустотелых канальцев, расположенных параллельно друг над другом.

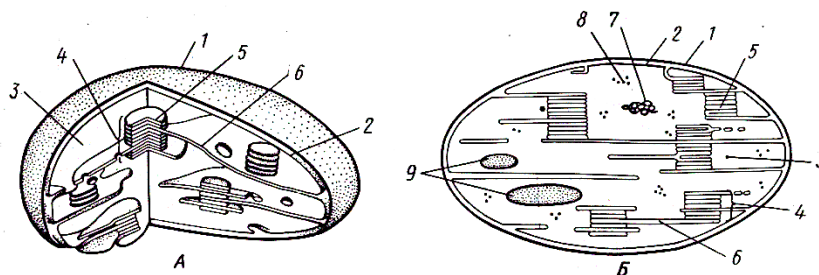


Рис. 5.2. Схема строения хлоропласта в объемном изображении (А) и на срезе (Б):  
1 – наружная мембрана, 2 – внутренняя мембрана, 3 – строма, 4 – грана,  
5 – тилакоид грани, 6 – тилакоид стромы, 7 – нить пластидной ДНК,  
8 – рибосомы хлоропласта (отличающиеся от цитоплазматических рибосом), 9 – гранулы крахмала.

Пигменты в тиллакоидах собраны в фотосинтетические единицы (ФСЕ) (квантосомы). Они содержат 400-600 молекул пигментов, ферменты. В ФСЕ имеется один (возможно и более) реакционный центр (РЦ), включающий одну молекулу хлорофилла «а» с максимумом поглощения 700 или 680 нм. Процессы преобразования

энергии света в химическую осуществляются только хлорофиллом «а» в РЦ. Все остальные пигменты ФСЕ выполняют антенные функции. Они поглощают кванты света и передают энергию возбуждения на РЦ.

В хлоропластах 2 типа квантосом: ФСЕI и ФСЕII они отличаются по реакционному центру: в ФСЕI РЦ – хлорофилл «а» с максимумом поглощения 700 нм ( $P_{700}$ ), а в ФСЕII – хлорофилл «а» поглощающий лучи с длиной волны 680 нм ( $P_{680}$ ).

Поглощаемая пигментами часть спектра называется фотосинтетически активной радиацией (ФАР). Это, в основном, красные, часть оранжевых и сине-фиолетовые лучи.

### 5.3. Световая стадия фотосинтеза

В световых реакциях фотосинтеза осуществляются:

- 1) поглощение кванта света пигментами и переход их молекул в возбуждённое состояние;
- 2) передача энергии возбуждения на молекулу хлорофилла «а» в РЦ;
- 3) фотолиз воды с выделением кислорода и с образованием ионов водорода ( $H^+$ );
- 4) передача возбуждённого электрона от РЦ в систему фотосинтетического транспорта;
- 5) транспорт электрона по ЭТЦ, где его избыточная энергия преобразуется в химическую энергию макроэргических связей АТФ и восстановленных дегидрогеназ НАДФ·Н<sub>2</sub>.

Транспорт электронов может осуществляться нециклическим и циклическим путём (рис. 5.3, 5.4).

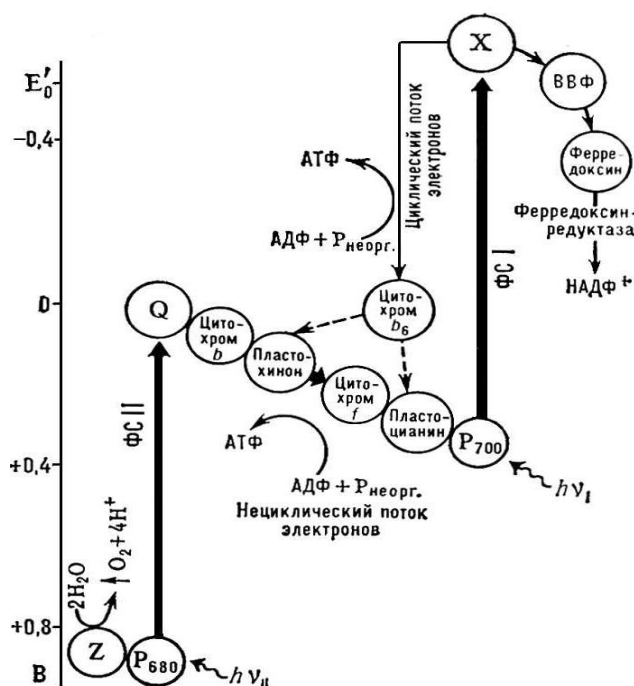


Рис. 5.3. Схема нециклического потока электронов

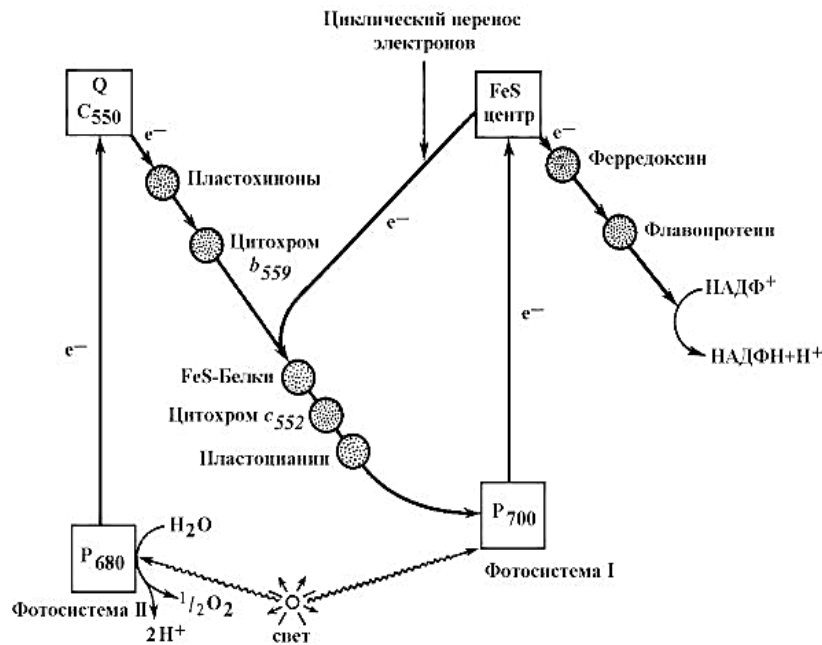


Рис. 5.4 Циклический перенос электронов

Нециклический транспорт электронов работает при совместном участии двух фотосистем транспорта электронов: ФСЕI и ФСЕII. При циклическом транспорте электронов работает лишь ФСЕI.

#### Нециклический транспорт электронов.

При нециклическом транспорте электронов РЦ ФСЕII, молекула хлорофилла  $a_{680}$  получает энергию от антенных пигментов и переходит в возбуждённое состояние, связанное с переходом электрона на более высокий энергетический уровень. Богатый энергией электрон передаётся от РЦ на комплекс Q (пластохинон и железосерные белки). При этом молекула хлорофилла  $a_{680}$  окисляется. Одновременно, при участии комплекса Z+S, происходит фотолиз воды. При этом, отщепленный от воды электрон восстанавливает молекулу хлорофилла  $a_{680}$  и она становится способной к поглощению нового кванта света.

Электрон, переданный хлорофиллом на комплекс Q транспортируется по ЭТЦ (пластохинон → цитохром «b» → пластоцианин → цитохром «f»). При этом избыточная энергия электрона преобразуется в химическую и образуется АТФ из АДФ и  $H_3PO_4$ . Этот процесс называется фотосинтетическим фосфорилированием. Пройдя ЭТЦ электрон восстанавливает молекулу хлорофилла  $a_{700}$  в ФСЕI, которая к этому времени поглотила квант света, перешла в возбужденное состояние и отдала электрон на ферредоксин, который восстанавливает  $НАДФ^+$  до  $НАДФ \cdot H_2$ . Для этого используется  $2H^+$ , образовавшиеся при фотолизе воды и пара электронов от хлорофилла  $a_{700}$ .

**Циклический транспорт электронов.** Получив энергию от антенных пигментов молекула хлорофилла  $a_{700}$  переходит в возбуждённое состояние и отдает электрон на ферредоксин и далее в ЭТЦ, по которой он в конечном итоге возвращается вновь на

молекулу хлорофилла в РЦ, восстанавливая её. При движении электронов синтезируется АТФ.

### 5.4. Темновая стадия фотосинтеза

В темновых реакциях фотосинтеза используются продукты световой фазы фотосинтеза: АТФ и НАДФ·Н<sub>2</sub> для восстановления углекислого газа до глюкозы. Процесс ассимиляции углекислого газа состоит из множества биохимических реакций, идущих в строме хлоропласта с участием ферментов. Эти реакции фотосинтеза могут идти по-разному: различают С<sub>3</sub>-путь фотосинтеза (цикл Кальвина) и С<sub>4</sub>-путь фотосинтеза (цикл Хэтча-Слэка).

#### 5.4.1. С<sub>3</sub>-путь фотосинтеза (Цикл Кальвина).

Это способ ассимиляции СО<sub>2</sub>, присущий всем растениям, был расшифрован американскими исследователями и во главе с М. Кальвиным. В связи с этим, последовательность реакций, идущих в темновой стадии фотосинтеза получила название цикла Кальвина. Характерной особенностью фотосинтетического восстановления СО<sub>2</sub> являются цикличность и разветвленность этого процесса. Цикличность обеспечивает высокую производительность, саморегуляцию и непрерывность образования углеводов. Разветвленность – образование разнообразных продуктов, которые используются в метаболизме растений, включая образование (регенерацию) акцептора СО<sub>2</sub>. Цикл Кальвина называют С<sub>3</sub>-путь фотосинтеза, т. к. первым продуктом фотосинтеза является трёхуглеродное соединение – фосфоглицериновый альдегид (ФГА).

Все реакции цикла можно разделить на три фазы (рис. 5.5).

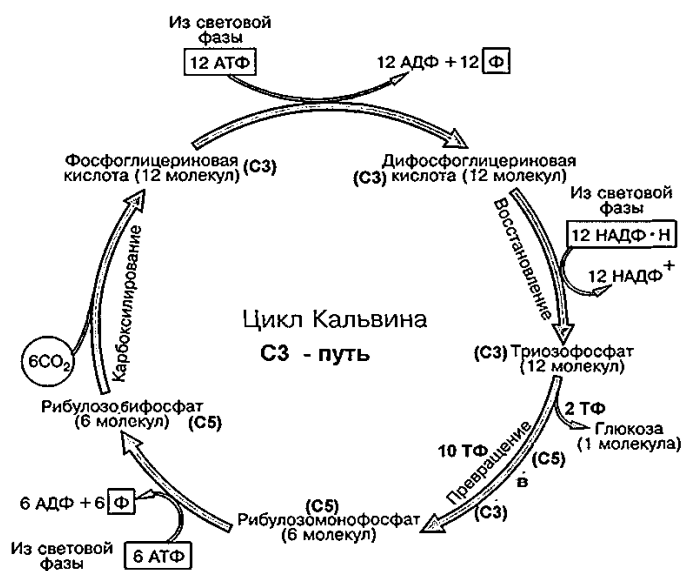
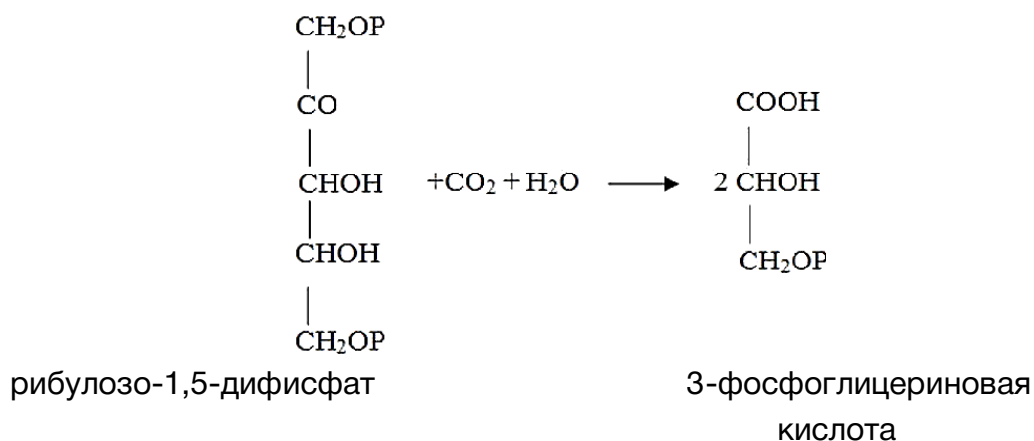


Рис. 5.5 Упрощённая схема цикла Кальвина

**1) Фаза карбоксилирования** – это присоединение  $\text{CO}_2$  к акцептору – дважды фосфорилированному пятиуглеродному сахару – рибулозодифосфату (РДФ). При этом образуется временное шестиуглеродное соединение, которое присоединяет воду и распадается на две молекулы фосфоглицериновой кислоты (ФГК):



В цикле одновременно участвуют 6 молекул РДФ, поэтому образуется 12 молекул ФГК.

**2) Фаза восстановления:** фосфоглицериновая кислота (ФГК) восстанавливается до фосфоглицеринового альдегида (ФГА). Для этого используются НАДФ·Н<sub>2</sub> и АТФ, из световых реакций фотосинтеза. Всего образуется 12 молекул ФГА. Фосфоглицериновый альдегид – это уже сахар – триоза. ФГА изомеризуется в ФДА (фосфодиоксиацетон). Из ФГА и ФДА создается фруктоза, которая изомеризуется в глюкозу.

Фаза восстановления – центральное звено цикла Кальвина. Именно здесь используются продукты световой стадии фотосинтеза и происходит первичное образование углеводов.

**3) Фаза превращения (регенерации).** Две молекулы ФГА идут на образование глюкозы а 10 остальных – на регенерацию акцептора  $\text{CO}_2$  – РДФ. Из пяти молекул ФГА (15 углеводов) образуется три молекулы пятиуглеродного сахара, которые после дополнительного фосфорилирования, с использованием АТФ, дают 3 молекулы РДФ. Такие же превращения происходят и с другими пятью молекулами ФГА. В результате этого из 10 ФГА образуется 6 молекул РДФ. Они могут использоваться в цикле Кальвина для присоединения 6 молекул  $\text{CO}_2$ .

Большинство растений, особенно произрастающих в умеренной зоне, используют именно этот путь восстановления  $\text{CO}_2$  и называются С<sub>3</sub>-растениями.



### 5.4.2. C<sub>4</sub>-путь фотосинтеза (путь Хэтча – Слэка).

Существует большая группа растений, включающая более 500 видов покрытосеменных, у которых первичными продуктами фиксации CO<sub>2</sub> и его восстановления являются четырехуглеродные соединения – щавелевоуксусная кислота (ЩУК). Их называют C<sub>4</sub>-растениями. У C<sub>4</sub>-растений вокруг сосудистых пучков имеются специальные обкладочные клетки. Первичная фиксация CO<sub>2</sub> фосфоенолпировиноградной кислотой (ФЕП) осуществляется в клетках мезофилла и при этом образуется четырёхуглеродное соединение – щавелево-уксусная кислота. Щавелево-уксусная кислота, используя водород от НАДФ·Н<sub>2</sub>, восстанавливается до яблочной кислоты или аминирована с образованием аспарагиновой кислоты. Яблочная кислота в клетках обкладки окисляется до ПВК путем отнятия водорода. При этом происходит декарбоксилирование – отнятие CO<sub>2</sub>.

Пировиноградная кислота направляется в клетки мезофилла листа и там с использованием двух макроэргических связей АТФ, вновь преобразуется в ФЕП. Цикл замыкается. К ФЕП может присоединяться новая молекула CO<sub>2</sub>. Выделяемый в обкладочных клетках CO<sub>2</sub>, используется на карбоксилирование РДФ по C<sub>3</sub>-пути, т. е. поступает в цикл Кальвина (рис. 5.6).

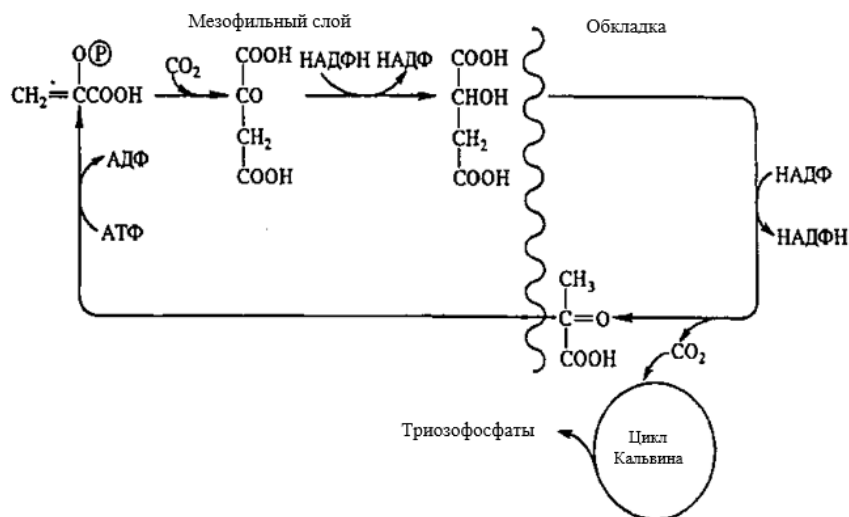


Рис. 5.6 Схема ассимиляции CO<sub>2</sub> у C<sub>4</sub>-растений

Таким образом, первичное связывание CO<sub>2</sub> (C<sub>4</sub>-путь) осуществляется в клетках мезофилла, а вторичное связывание CO<sub>2</sub> с РДФ (C<sub>3</sub>-путь) в обкладочных клетках сосудистых пучков, т. е. они пространственно разобщены.

Из сельскохозяйственных культурных растений представителями C<sub>4</sub>-растений являются: сахарный тростник, сорго и кукуруза.

Связывая CO<sub>2</sub> по C<sub>4</sub>-пути, они накапливают яблочную кислоту, которая в засушливых условиях, становится источником CO<sub>2</sub> в C<sub>3</sub>-пути, т. е. они ассимилируют CO<sub>2</sub> даже при закрытых устьицах.

### 5.4.3. Фотодыхание.

Фотодыхание – это индуцированное светом поглощение  $O_2$ , и выделение  $CO_2$ , которое наблюдается только в растительных клетках, содержащих хлоропласты. Процесс фотодыхания осуществляется в трёх органеллах клетки хлоропласта, пероксисомах и митохондриях (рис. 5.7). Фермент РДФ-карбоксилаза, при малом содержании  $CO_2$  работает как оксигеназа- присоединяет к РДФ кислород, вместо  $CO_2$  и тогда образуется одна молекула ФГК и двухуглеродная фосфогликолевая кислота. Образовавшаяся в хлоропластах гликолевая кислота передвигается в пероксисомы, где превращается сначала в глиоксильную кислоту, а затем, присоединяя аминогруппу в аминокислоту глицин.

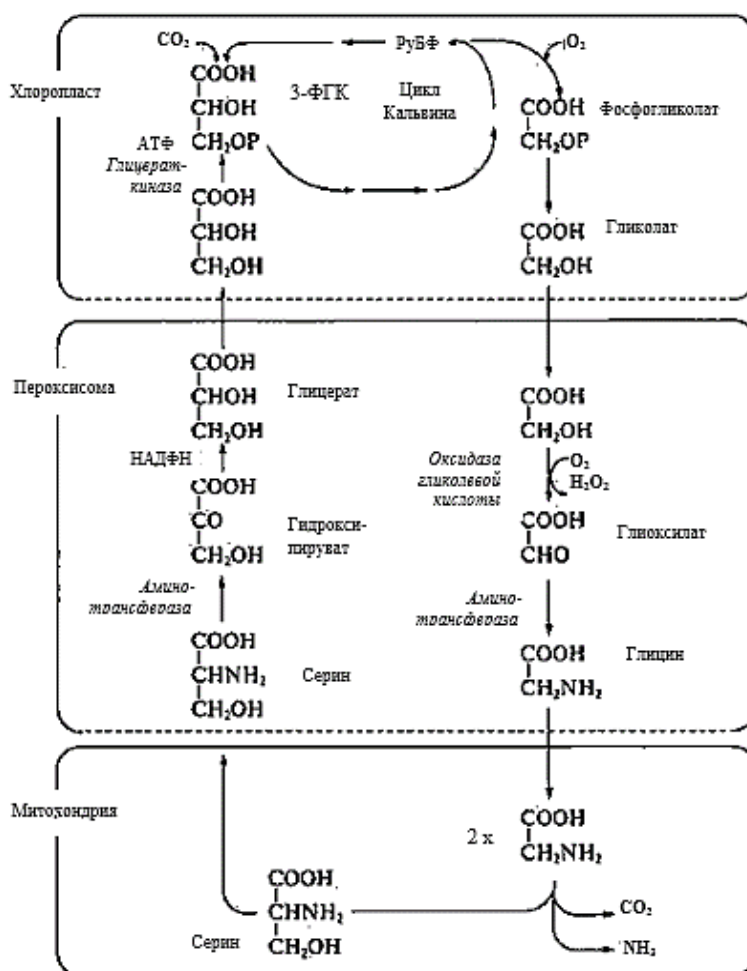


Рис. 5.7 Схема процесса фотодыхания

Глицин транспортируется в митохондрии, где из двух молекул его синтезируется молекула другой аминокислоты – серина и при этом, происходит отщепление молекулы  $CO_2$ . Фотодыхание в отличие от дыхания, не сопровождается окислительным фосфорилированием и вся энергия окисления выделяется в виде тепла, т. е. органические вещества затрачиваются без образования АТФ. В нормальных условиях РДФ-карбоксилаза производит на каждые 2-3

карбоксилирования – одно оксигенирование. Однако, при недостатке  $\text{CO}_2$  на фотодыхание может расходоваться до 50% ранее созданного органического вещества.

Следовательно, интенсивное фотодыхание нежелательно в растениях, т. к. ведет к потере органики.

Следует учитывать, что фотодыхание имеет значение для синтеза глицина и серина, регулирует соотношение НАДФ· $\text{H}_2$  и АТФ в хлоропластах.

### Контрольные вопросы

1. Перечислите пигменты фотосинтеза
2. Какова химическая природа хлорофилла?
3. Какие лучи поглощают пигменты фотосинтеза?
4. Что называют фотосинтетическим фосфорилированием?
5. Опишите этапы СЗ – пути.
6. Почему цикл Кальвина называется СЗ – путь?
7. Опишите процессы световой стадии фотосинтеза.
8. Каковы основные особенности С4 – пути?
9. Что входит в состав квантосом?
10. Что такое фотодыхание? При каких условиях оно усиливается?

## 6. БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ УСВОЕНИЯ АЗОТА В РАСТЕНИИ

### *6.1. Формы азота, усвояемые растениями и их источники в природе*

Основными формами азота поглощаемыми растениями являются нитратные (анион  $\text{NO}_3^-$ ) и аммиачные (катион  $\text{NH}_4^+$ ). Легко доступна мочевины, которая под действием фермента уреазы разлагается в растениях до аммиака.

Кроме того, человек вносит в почву минеральные удобрения. Органические азотсодержащие соединения мало доступны растениям. Молекулярный азот растения не усваивают.

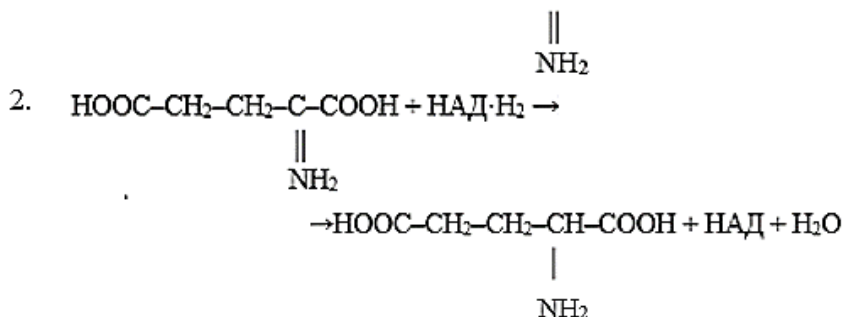
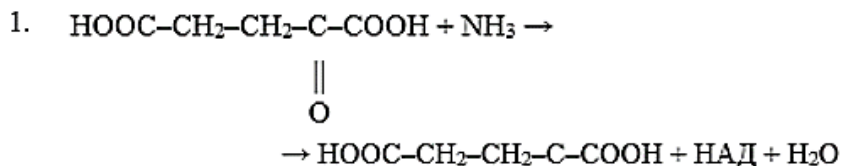
Источниками доступного азота в природе являются продукты микробиологических процессов. Благодаря аммонификации и азотофиксации в почве накапливается аммиачная форма азота, а нитрификация – источник нитратов.

Азот составляет всего лишь 1-3% от сухого вещества, но является исключительно важным элементом в жизни растений и определяет величину урожая.

В растении азот входит в состав белков, нуклеиновых кислот, хлорофилла и многих других веществ. Эти вещества используются на построение клетки: белки входят в состав мембран и в протоплазму, хлорофилл выполняет функцию фотосенсибилизатора при фотосинтезе, нуклеиновые кислоты хранят и передают наследственную информацию, ферменты – вещества белковой природы ускоряют биохимические реакции.

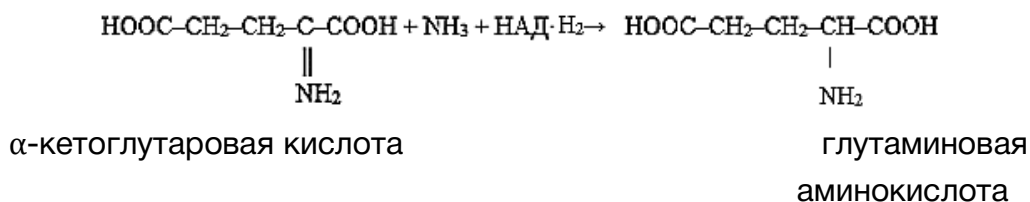
### *6.2. Метаболизм аммиачного азота в растении*

Ион аммония ( $\text{NH}_4^+$ ) хорошо поглощается растением, но ядовит для клетки и поэтому сразу после поступления он должен связываться в безвредные соединения. Аммиак ( $\text{NH}_4^+$ ) чаще всего реагирует с кетокислотами, которые образуются в дыхании. Реакции прямого аминирования (т.е. присоединения аммиака к кетокислотам) – основной путь первичного синтеза аминокислот. В частности аммиак может присоединиться к  $\alpha$ -кетоглутаровой кислоте. Реакция проходит в 2 этапа, с участием фермента глутаматдегидрогеназы:

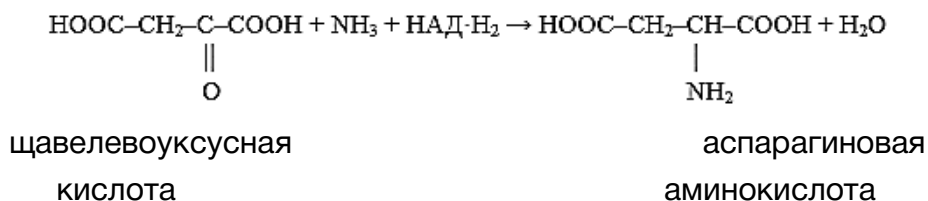
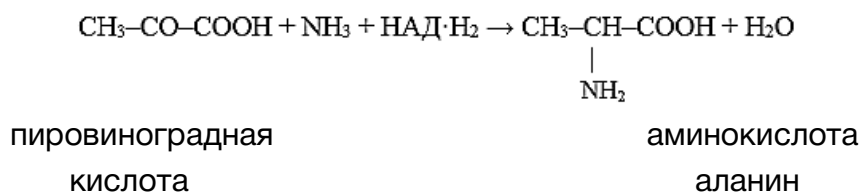


В первой реакции к  $\alpha$ -кетоглутаровой кислоте присоединяется аммиак и образуется иминокислота, которая во второй реакции восстанавливается водородом с НАД $\cdot$ H<sub>2</sub> или НАДФ $\cdot$ H<sub>2</sub> до глутаминовой аминокислоты.

Суммарно эти реакции можно записать так:



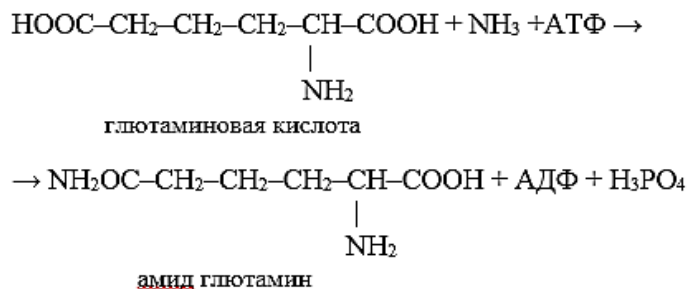
Аналогично могут связывать аммиак и другие кетокислоты: пировиноградная и щавелевоуксусная. Соответственно образуются аминокислоты: аланин и аспарагиновая.



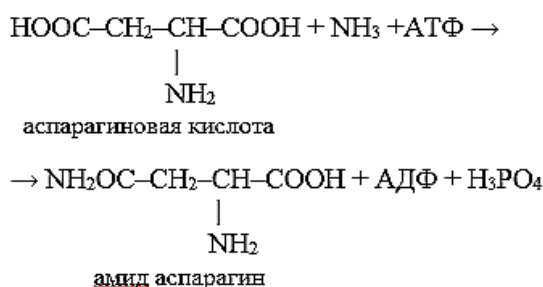
Аминокислоты образованные путем прямого присоединения аммиака называются первичными. Это аланин, аспарагиновая и глутаминовая аминокислоты.

Аспарагиновая и глутаминовая аминокислоты дикарбоновые, они имеют два карбоксила (две группы -COOH). По месту дальнего от аминогруппы карбоксила, эти

аминокислоты могут с участием фермента глутаматсинтетазы присоединять еще одну молекулу аммиака. Происходит реакция амидирования (образуется амид). Например, амид глутанин образуется в следующей реакции идущей с участием фермента глутаминсинтетазы:



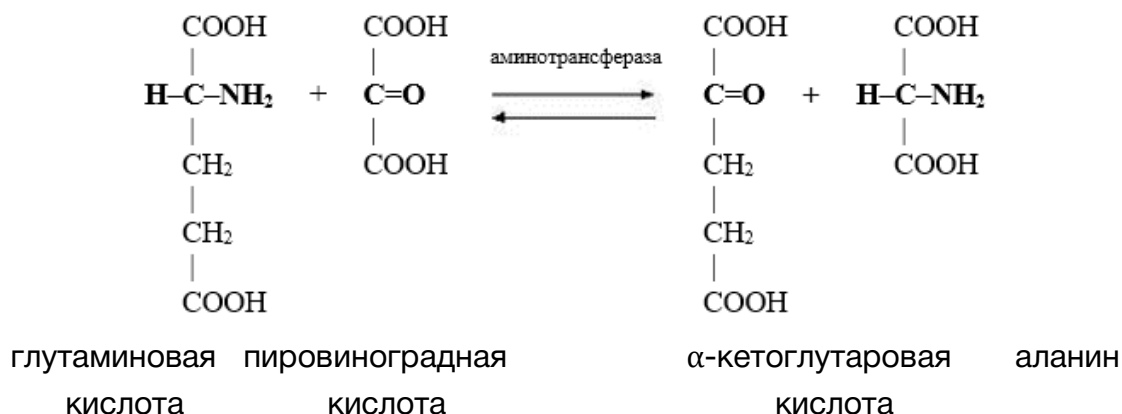
Аналогично, при участии фермента аспарагинсинтетазы, амидируется и аспарагиновая аминокислота. Образуется амид – аспарагин.



Амиды связывают избыток аммиака, чем предохраняют растения от отравления.

В растении присутствуют оба амида. В зависимости от вида растений, условий выращивания может преобладать глутанин, может аспарагин. Однако у большинства растений ферменты связанные с обменом глутамина более активны.

Все другие аминокислоты образуются в реакциях переаминирования – перенос аминогрупп с первичных аминокислот или их амидов на другую кетокислоту.



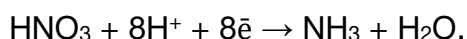
Показателем способности проростков ассимилировать аммиачный азот может служить отношение между углеводами и белками в семенах (C:N). Злаки, у которых

углеводы превалируют над белками (C:N = 6:1), легко усваивают аммиак. У семян с меньшим соотношением C:N, например, у бобовых, питание аммиаком возможно непродолжительное время, т.к. небольшой запас углеводов у них быстро исчерпывается. У некоторых бобовых, например, у люпина, соотношение C:N в семенах равно 0,6:1. Проростки этой культуры практически не способны перерабатывать аммиак, они быстро отравляются. При выходе проростков на поверхность и начале фотосинтеза, различия между бобовыми и злаками в поглощении аммиачного азота сглаживаются. При плохом доступе кислорода к корням и недостатке органических веществ для дыхания (при ослабленном фотосинтезе), когда затормаживается образование кетокислот и на кислых почвах, где поглощение иона аммония идет в обмен на протон водорода – использование аммиака замедляется. Это может привести к накоплению аммиака в клетках корня, к отравлению их.

Однако использование восстановленных форм азота энергетически выгодно растениям, но нужно учитывать, что аммиак – яд для клетки, он не может накапливаться и передвигаться по растению, он должен быть связан в органические соединения сразу после поглощения.

### ***6.3. Метаболизм нитратов в растении***

Во все органические соединения азот входит в восстановленном состоянии. Поэтому поглощенные ионы  $\text{NO}_3^-$  (нитраты) прежде всего, восстанавливаются в растении до иона аммония. Нитраты в отличие от аммиака, не ядовиты для растений, могут передвигаться по растению и восстанавливаться в любом из органов. Причем участие их в этом процессе зависит от фермента нитратредуктазы. Если углеводов много, то значительная часть  $\text{NO}_3^-$  восстанавливается в корнях. Схематически процесс восстановления нитратов до аммиака можно изобразить так:



Этот процесс проходит ступенчато и катализируется группой ферментных комплексов:  $\text{NO}_3 \rightarrow \text{NO}_2$  (нитратредуктаза – активируется Mo),  $\text{NO}_2 \rightarrow \text{N}_2\text{O}_2$  (нитритредуктаза – активируется Cu, Fe, Mg),  $\text{N}_2\text{O}_2 \rightarrow \text{NH}_2\text{OH}$  (гипонитритредуктаза – активируется Cu, Fe, Mg),  $\text{NH}_2\text{OH} \rightarrow \text{NH}_3$  (гидроксиламинредуктаза – активируется Mg, Mn). На каждом этапе реакции происходит присоединение двух протонов и двух электронов, донорами которых быть НАД·H<sub>2</sub> или НАДФ·H<sub>2</sub> или на свету восстановленный ферредоксин (Fd·H<sub>2</sub>). При этом, передача протонов осуществляется не прямо, а через флавопротеиды (ФАД), для активизации работы которых требуется ионы металлов, особенно молибден (Mo). При недостатке их, нитраты восстанавливаются медленно и накапливаются в надземных органах.

Для восстановления одной молекулы  $\text{HNO}_3$  до  $\text{NH}_4^+$  необходимо затратить 8 протонов и 8 электронов – это большое количество энергии, и для растений усвоение  $\text{NO}_3^-$  процесс весьма энергозатратный. Но ионы аммония, как правило, в почве быстро окисляются до нитратов, которые являются основной формой азотного питания растений.

### Контрольные вопросы

1. Каковы источники азота в питании растений?
2. Перечислите усвояемые формы азота в растении.
3. Перечислите азотсодержащие органические соединения.
4. Какие аминокислоты называют первичными?
5. Каким образом синтезируются первичные аминокислоты?
6. Что такое амиды?
7. Какова роль амидов в жизни растений?
8. Опишите химизм усвоения нитратов.
9. Какие ферменты участвуют в восстановлении нитратов?
10. Почему злаки хорошо усваивают аммиак?



## 7. МЕТАБОЛИЧЕСКИЕ ПУТИ В РАСТИТЕЛЬНОМ ОРГАНИЗМЕ

### *7.1. Дыхание – центральное звено обмена веществ и энергии растительной клетки*

Метаболизм растения – это совокупность множества реакций, которые разделяют на пластический (ассимиляция) и энергетический обмен (диссимиляция).

В ходе реакций пластического обмена из простых веществ создаются с затратой энергии АТФ сложные вещества, которые откладываются в запас или используются на построение клетки. Энергетический обмен – это реакции в ходе которых происходит окисление органических веществ, с освобождением энергии и запасанием ее в АТФ. Образующаяся в процессе дыхания АТФ обеспечивает энергетические затраты для реакций пластического обмена. Метаболические пути в растении часто имеют циклический характер. Цикличность обеспечивает высокую производительность, саморегуляцию и непрерывность обменных процессов. Кроме того, метаболизм характеризуется разветвленностью – это образование разнообразных продуктов, которые используются в метаболизме растений. Например, синтез первичных аминокислот на основе кетокислот из цикла Кребса. Следует отметить, что центральным звеном обмена веществ и энергии в растительной клетке является дыхание, которое имеет не только энергетическое, но и метаболическое значение.

Энергетический выход дыхания измеряется количеством образованных молекул АТФ.

В гликолизе фактический энергетический выход – две молекулы АТФ. В аэробных условиях энергия двух молекул НАД·Н<sub>2</sub> может быть переработана в ЭТЦ в шесть молекул АТФ. Итого, гликолиз может дать 8 молекул АТФ.

На каждую молекулу ПВК перед входом в цикл Кребса образуется одна молекула НАД·Н<sub>2</sub>. В самом цикле образуются три молекулы НАД·Н<sub>2</sub> и одна – ФАД·Н<sub>2</sub>. Каждая молекула НАД·Н<sub>2</sub> может дать три, а ФАД·Н<sub>2</sub> – две АТФ. Итого: 4 молекулы НАД·Н<sub>2</sub> дают 12 АТФ, 1 молекула ФАД·Н<sub>2</sub> – 2 АТФ. Кроме того, в цикле Кребса образуется 1 молекула АТФ. Таким образом, на каждую полностью окисленную молекулу ПВК может быть получено 15 АТФ. Учитывая, что из молекулы глюкозы образуется две молекулы ПВК, в пересчете на молекулу глюкозы это составит 30 АТФ. В сумме гликолиз и цикл Кребса после окисления отщепленного от окисляемого вещества водорода через систему цитохромов могут дать 38 макроэргических связей на одну молекулу глюкозы.

Энергетический выход пентозофосфатного цикла: энергия 12 молекул НАДФ·Н<sub>2</sub> идет на синтез 36 молекул АТФ в ЭТЦ. Учитывая, что одна молекула АТФ тратится на фосфорилирование, чистый выход – 35 молекул АТФ на одну окисленную молекулу глюкозы, т.е. примерно столько же, как через гликолиз и цикл Кребса.

Метаболическое значение дыхания заключается в том, что восстановленные НАД·Н<sub>2</sub> и НАДФ·Н<sub>2</sub> гликолиза или из цикла Кребса могут быть использованы для реакций восстановления. Кроме того, образующиеся промежуточные продукты используются на синтез более сложных веществ, т. е. через метаболиты дыхания осуществляется связь с реакциями пластического обмена.

### 7.1.1. Дыхание и жировой обмен.

В семенах масличных культур основным запасным веществом являются жиры. Они используются на дыхание в период прорастания семян и формирования проростков.

Сначала жиры гидролизуются (расщепляются) ферментом липазой до глицерина и жирных кислот. Затем глицерин может фосфорилироваться с участием АТФ и превращаться в глицерол-3-фосфат. Последний, путем отнятия водорода с участием НАД окисляется до фосфодиоксиацетона, который легко изомеризуется до 3-фосфоглицеринового альдегида (ФГА). ФГА может окисляться в реакциях гликолиза до ПВК, а затем в цикле Кребса до СО<sub>2</sub> и Н<sub>2</sub>О.

Жирные кислоты подвергаются β-окислению. Основу этого процесса составляют:

1) активирование жирной кислоты путем присоединения HS–КоА, с затратой энергии двух макроэргических связей АТФ с образованием комплекса R–CH<sub>2</sub>–CH<sub>2</sub>~S–КоА.

2) окисление полученного комплекса путем отнятия водорода сначала с помощью ФАД, а затем НАД<sup>+</sup>, с образованием ФАД·Н<sub>2</sub> и НАД·Н<sub>2</sub>.

3) присоединение еще одной молекулы HS–КоА. При этом связь у β-атома углерода разрывается и образуется активированный ацетил (СН<sub>3</sub>–СО~S–КоА) и активированный остаток жирной кислоты, содержащий на 2 атома углерода меньше первоначального.

Далее таким же превращениям подвергается получившийся остаток жирной кислоты. В конечном итоге длинная цепочка жирной кислоты полностью превращается в активированный ацетил, который в цикле Кребса конденсируясь с щавелево-уксусной кислотой может окисляться до СО<sub>2</sub> и воды.

Если образуется избыток активированного ацетила, цикл Кребса может видоизменяться до так называемого глиоксилатного цикла (рис. 7.2). В отличие от цикла Кребса образовавшаяся изолимонная кислота в глиоксилатном цикле под действием фермента изоцитратлиазы расщепляется по типу альдолазной реакции на янтарную и глиоксилевую кислоты. Последняя присоединяя активированный ацетил, образует яблочную кислоту. Янтарная и яблочная кислоты подвергаются дальнейшим превращениям по циклу Кребса. Они же могут быть использованы на синтез углеводов.



Рис. 8.1 Схема глиоксилатного цикла

В период налива семян масличных культур продукты дыхания используются на синтез жиров. Из активированного ацетила могут быть созданы жирные кислоты. Фосфоглицериновый альдегид необходим для образования глицерина.

### 7.1.2. Дыхание и углеводный обмен.

Глюкоза, созданная при фотосинтезе может использоваться на синтез полисахаридов и олигосахаридов и откладываться в запас. Кроме того, глюкоза – это основной дыхательный субстрат (окисляемое вещество). Рибулозо-5-фосфат при фотосинтезе является продуктом дыхания пентозофосфатного цикла.

Полисахариды и олигосахариды, отложенные в запас, могут окисляться в дыхании до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  с образованием АТФ. Сначала они гидролизуются до различных моносахаров. Сахароза, например, расщепляется до глюкозы и фруктозы, крахмал – до глюкозы. Для последнего есть и другой путь. Под действием фермента крахмальной фосфорилазы он может сразу превращаться в глюкозо-1-фосфат.

### 7.1.3. Дыхание и азотный обмен.

При прорастании семян, богатых белками происходит их гидролиз до аминокислот, которые используются в пластическом обмене. Из этих аминокислот создаются белки для формирования и роста проростка. В дальнейшем построение белков происходит из аминокислот, созданных в реакциях прямого аминирования и переаминирования. ПВК, щавелевоуксусная и  $\alpha$ -кетоглутаровая кислоты образованные в дыхании, присоединяя ион аммония дают первичные аминокислоты: аланин, аспарагиновую и глутаминовую кислоты. Эти аминокислоты – основа белкового обмена, т. к. на их основе, в реакциях переаминирования образуются остальные протеиногенные аминокислоты.

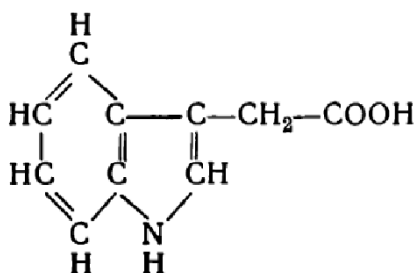
Образующиеся в пентозофосфатном цикле пентозы необходимы для синтеза нуклеиновых кислот, АТФ, пиридиновых и флавиновых дегидрогеназ.

Следует отметить, что аминокислоты могут окисляться в дыхании. В растении имеются ферментные системы и пути превращения их в промежуточные продукты гликолиза, цикла Кребса или пентозофосфатного цикла. Сначала аминокислоты подвергаются дезаминированию (отщепление аминогруппы). Образуются соответствующие органические кислоты, которые прямо или после соответствующих превращении входят в цикл Кребса.

#### 7.1.4. Дыхание и синтез циклических соединений.

Эритрозо-4-фосфат образованный в пентозофосфатном цикле дыхания конденсируясь с фумаровой кислотой из цикла Кребса, дает шикимовую кислоту – основу для синтеза многих ароматических соединений (полифенолы, хинная кислота, циклические аминокислоты, фитогормоны).

Например, гетероауксин ( $C_{10}H_9O_2N$ ), или  $\beta$ -индолилуксусная кислота (индолил-3-уксусная кислота, или ИУК) – самый распространенный в природе ауксин – один из природных гормонов в растении. Гетероауксин является производным от индола ( $C_8H_7N$ ).



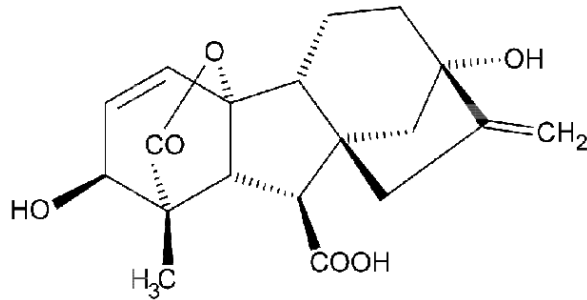
В растении ИУК синтезируется из аминокислоты L-триптофана. У основной массы растений превращение L-триптофана в индолил-3-уксусную кислоту происходит следующим образом:

1. L-триптофан превращается в индолил-3-пировиноградную кислоту. Данная реакция катализируется триптофан-аминотрансферазой.
2. Индолил-3-пировиноградная кислота превращается в индолил-3-ацетальдегид. Реакция катализируется индолилпируват-декарбоксилазой.
3. Индолил-3-ацетальдегид превращается в индолил-3-уксусную кислоту. Реакция катализируется либо кислород-зависимой индолилацетоальдегид-оксидазой, либо НАД-зависимой индолилацетоальдегид-дегидрогеназой.

Гиббереллины (фитогормоны) – группа соединений класса тетрациклических дитерпеноидов, являются производными флуорена.

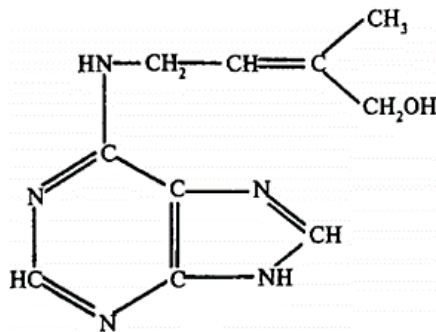
Все гиббереллины – это карбоновые кислоты. Именно поэтому их еще называют гибберелловыми кислотами. В настоящее время известно много соединений, входящих в данную группу фитогормонов. Для того, чтобы их различать, им присвоили

номенклатурные номера. Наиболее известное соединение – гибберелловая кислота или ГК).



Другие соединения отличаются от нее лишь по химическому строению: количество двойных связей, боковых радикалов, лактонного кольца

К классу цитокининов относят производные пуриновых азотистых оснований, а именно аденина, в котором аминогруппа в шестом положении заменена различными радикалами. Цитокинины обрели свое название благодаря способности стимулировать деление клеток (цитокнез). В настоящее время данный цитокинин известен как зеатин.



Синтезируются они в основном в корнях. Они поступают в надземные органы растения и обеспечивают деление клеток.

### Контрольные вопросы

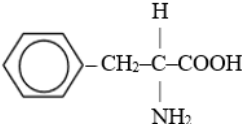
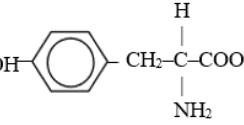
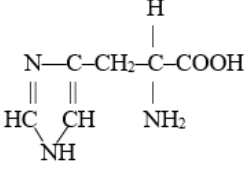
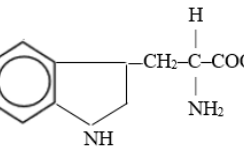
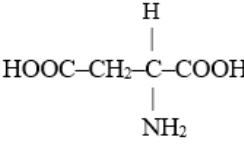
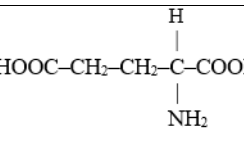
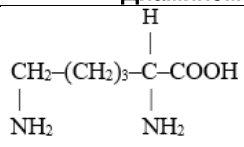
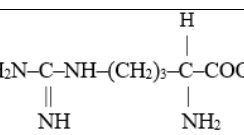
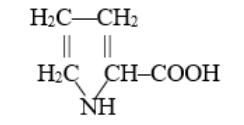
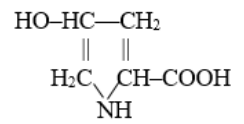
1. Почему дыхание является центральным звеном обмена веществ и энергии?
2. Когда работает глиоксилатный цикл?
3. Каким образом дыхание связано с синтезом жиров?
4. Каким образом дыхание связано с синтезом аминокислот?
5. Приведите примеры использования веществ из пентозофосфатного пути на синтез других веществ.
6. Приведите примеры синтеза циклических соединений на основе продуктов дыхания.
7. Каким образом синтезируется гетероауксин?
8. Что такое  $\beta$ -окисление?
9. Каким образом окисляется глицерин в растении?
10. Опишите синтез жира при наливе семян масличных культур.

## ПРИЛОЖЕНИЯ

### Приложение 1

#### Аминокислоты, входящие в состав белков

Название и сокращенное обозначение аминокислоты	Химическая формула	Химическое название кислоты	Биологическая роль аминокислоты
<b>Моноаминомонокарбоновые кислоты</b>			
Глицин	$\begin{array}{c} \text{NH}_2 \\   \\ \text{H}-\text{C}-\text{COOH} \\   \\ \text{H} \end{array}$	$\alpha$ -аминоуксусная	Участвует в формировании $\beta$ -структуры белков. Используется для синтеза пуриновых нуклеотидов и глутатиона
Аланин	$\begin{array}{c} \text{NH}_2 \\   \\ \text{CH}_3-\text{C}-\text{COOH} \\   \\ \text{H} \end{array}$	$\alpha$ -аминопропионовая	Продукт восстановительного аминирования пировиноградной кислоты
Валин	$\begin{array}{c} \text{H}_3\text{C} \quad \text{H} \\ \diagdown \quad   \\ \text{CH}-\text{C}-\text{COOH} \\ / \quad   \\ \text{H}_3\text{C} \quad \text{NH}_2 \\   \\ \text{H} \end{array}$	$\alpha$ -аминоизовалериановая	Незаменимая аминокислота, влияет на гидрофобность белков
Лейцин	$\begin{array}{c} \text{H}_3\text{C} \quad \text{H} \\ \diagdown \quad   \\ \text{CH}-\text{CH}_2-\text{C}-\text{COOH} \\ / \quad   \\ \text{H}_3\text{C} \quad \text{NH}_2 \\   \\ \text{NH}_2 \end{array}$	$\alpha$ -аминоизокапроновая	Незаменимая аминокислота, влияет на гидрофобность белков
Изолейцин	$\begin{array}{c} \text{H}_3\text{C} \quad \text{H} \\ \diagdown \quad   \\ \text{CH}-\text{C}-\text{COOH} \\ / \quad   \\ \text{H}_2\text{C} \quad \text{NH}_2 \\   \\ \text{H}_3\text{C} \end{array}$	$\alpha$ -амино- $\beta$ -метилвалериановая	Незаменимая аминокислота, влияет на гидрофобность белков
Метионин	$\begin{array}{c} \text{H} \\   \\ \text{CH}_3-\text{S}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{C}-\text{COOH} \\   \\ \text{NH}_2 \end{array}$	$\alpha$ -амино- $\gamma$ -метилтиомасляная	Незаменимая аминокислота, донор метильных групп
Серин	$\begin{array}{c} \text{H} \\   \\ \text{CH}_2-\text{C}-\text{COOH} \\   \quad   \\ \text{OH} \quad \text{NH}_2 \end{array}$	$\alpha$ -амино- $\beta$ -оксипропионовая	Влияет на гидрофильность белков, способность к фосфорилированию
Треонин	$\begin{array}{c} \text{H} \quad \text{H} \\   \quad   \\ \text{CH}_3-\text{C}-\text{C}-\text{COOH} \\   \quad   \\ \text{OH} \quad \text{NH}_2 \end{array}$	$\alpha$ -амино- $\beta$ -оксимасляная	Незаменимая аминокислота, влияет на гидрофильность белков
Цистеин	$\begin{array}{c} \text{H} \\   \\ \text{SH}-\text{CH}_2-\text{C}-\text{COOH} \\   \\ \text{NH}_2 \end{array}$	$\alpha$ -амино- $\beta$ -тиопропионовая	Участвует в образовании дисульфидных связей

<b>Ароматические аминокислоты</b>			
Фенилаланин		$\alpha$ -амино- $\beta$ -фенилпропионовая	Незаменимая аминокислота, влияет на гидрофобность белков
Тирозин		$\alpha$ -амино- $\beta$ -параокси-фенилпропионовая	Образует при окислении меланины
<b>Гетероциклические аминокислоты</b>			
Гистидин		$\alpha$ -амино- $\beta$ -имидазолпропионовая	Участвует в формировании заряда белковой молекулы
Триптофан		$\alpha$ -амино- $\beta$ -индолпропионовая	Незаменимая аминокислота, предшественник в синтезе никотиновой кислоты
<b>Моноаминодикарбоновые аминокислоты</b>			
Аспарагиновая кислота		аминоянтарная	Участвует в формировании заряда белковой молекулы, предшественник в синтезе многих аминокислот и нуклеотидов
Глутаминовая кислота		$\alpha$ -аминоглутаровая	Участвует в формировании заряда белковой молекулы, предшественник в синтезе многих аминокислот, глутатиона, фолиевой кислоты
<b>Диаминомонокарбоновые аминокислоты</b>			
Лизин		$\alpha, \epsilon$ -диаминокапроновая	Незаменимая аминокислота, участвует в формировании заряда белковой молекулы
Аргинин		$\alpha$ -амино- $\delta$ -гуанидилвалериановая	Участвует в формировании заряда белковой молекулы
<b>Иминокислоты</b>			
Пролин		пирролидин-2-карбоновая	Участвует в формировании $\beta$ -структуры белков, накапливается в клетках растений при водodefцитном стрессе
Оксипролин		4-оксипирролидин-2-карбоновая	Содержится в листьях некоторых растений, образуется в белковой молекуле в результате модификации пролина

Классификация ферментов

Классы ферментов	Катализируемая реакция	Примеры ферментов или их групп
Оксидоредуктазы	Перенос атомов водорода или электронов от одного вещества к другому	Дегидрогеназа, оксидаза
Трансферазы	Перенос определенной группы атомов –метальной, ацильной, фосфатной или аминогруппы- одного вещества к другому	Трансаминаза, киназа
Гидролазы	Реакции гидролиза	Липаза, амилаз, пептидаза
Лиазы	Негидролитическое присоединение к субстрату или отщепление от него группы атомов. При этом могут разрываться связи C–C, C–N, C–O или C–S	Декарбоксилаза, фумараза, альдолаза
Изомеразы	Внутримолекулярная перестройка	Изомераза. мутаза
Лигазы	Соединение двух молекул в результате образования новых связей, сопряженное с распадом АТФ	Синтетаза



## ЛИТЕРАТУРА

1. Казаков Е. Д., Кретович В. Л. Биохимия зерна и продуктов его переработки. М.: Агропромиздат, 1989. 368 с.
2. Казаков Е. Д., Карпиленко Г. П. Биохимия зерна и хлебопродуктов. СПб. : ГИОРД, 2005. 512с.
3. Кретович В. Л. Биохимия растений. М. : Высшая школа, 1986. 488 с.
4. Петрова Р. Р. Физиология и биохимия растений. Якутская государственная сельскохозяйственная академия, 2012. 23 с.
5. Плешков Б. П. Биохимия сельскохозяйственных растений. М. : Агропромиздат, 1987. 494 с.
6. Рогожин В. В. Биохимия растений. СПб. : ГИОРД, 2012. 428 с.
7. Третьяков Н. Н., Кошкин Е. И., Макрушин Н. М. и др. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений. М. : КолосС, 2005. 656 с.
8. Царевский Ю. Д. Дыхание растений : Лекция. Кинель, 1988. 24 с.
9. Царевский Ю. Д. Азотное питание растений : Лекция. Кинель, 1987. 25 с.
10. Щербаков В. Г. Лобанов В. Г. Биохимия и товароведение масличного сырья. М. : КолосС, 2003. 360 с.
11. Щукин В. Б., Кононова Н. Д., Ильясова Н. В., Харитоновна С. В. Физиология и биохимия растений: словарь терминов и понятий. Оренбург: Издательский центр ОГАУ, 2013. 144 с.

## АЛФАВИТНО-ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Алкалоиды – 90  
Альбумины – 17  
Амигдалин – 95  
Амилоза – 36  
Амилопектин – 37  
Аминокислоты – 5, 8  
Антоцианы – 83  
Арабиноза – 30  
Арбутин – 97  
Аскорбинатоксидаза – 107  
Белковые ингибиторы – 20  
Белок – 10  
Витамины – 51  
Вицианин – 96  
Воска – 48  
Вторичная структура белка – 11  
Высаливание – 14  
Галактуроновая кислота – 38  
Гемицеллюлоза – 40  
Гликоалкалоиды – 98  
Гликозиды – 93  
Гликопротеиды – 16  
Глобулины – 17  
Глюканы – 40  
Глюкованилин – 94  
Глюкоза – 31  
Глютелины – 18  
Дегидрогеназы – 103  
Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) – 22  
Денатурация белка – 14  
Диаминомонокарбоновые кислоты – 7  
Дубильные вещества – 86  
Жиры – 41  
Изоэлектрическая точка (ИЭТ) – 5, 6, 14  
Инулин – 38  
Йодное число – 44  
Камеди – 41  
Каротиноиды – 48, 68, 122

Катехины – 83  
Кислотное число – 44  
Клейковина – 16  
Конформация белка – 10  
Крахмал – 36  
Ксилоза – 30  
Лейкоантоцианы – 83  
Лигнин – 85  
Линамарин – 96  
Липиды – 41  
Липоиды – 46  
Липопротеиды –  
Меланины – 85  
Метаболизм растения – 139  
Металлопротеиды – 17  
Моноаминодикарбоновые кислоты – 7  
Моноаминомонокарбоновые кислоты – 7  
Моносахариды – 28  
Незаменимые аминокислоты – 8  
Нуклеиновые кислоты – 21  
Нуклеопротеиды – 17  
Нуклеотиды – 22  
Оксидазы – 106  
Олигосахариды – 33  
Пектиновые вещества – 38  
Первичная структура белка – 11  
Переокисное число – 45  
Пероксидаза – 107  
Пировиноградная кислота (ПВК) – 114  
Полисахариды – 36  
Проламины – 18  
Протеиды – 16  
Протеины – 16  
Пруназин – 96  
Путь Хэтча-Слэка – 129  
Рафиноза – 35  
Ренатурация – 15  
Рибоза – 30  
Рибонуклеиновая кислота (РНК) – 25  
Сахарокислотный коэффициент – 79  
С-гликозиды – 99

Синигрин – 99  
Слизи – 41  
Стероиды – 48  
Третичная структура белка – 11  
Углеводы – 28  
Флаваноны – 84  
Флавонолы – 84  
Флавоны – 84  
Фосфопротеиды – 16  
Фотодыхание – 130  
Фотосенсибилизация – 121  
Фотосинтез – 120  
Фруктоза – 31  
Хлоропласт – 123  
Хлорофилл – 121  
Целлобиоза – 35  
Целлюлоза – 39  
Цикл Кальвина – 126  
Цикл Кребса – 116  
Цитохромоксидаза – 107  
Четвертичная структура белка – 12  
Число омыления – 44  
Эфирные масла – 87

# БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

Царевская В. М., Нечаева Е. Х., Салтыкова О. Л.

Учебное пособие

**Главный редактор:** Краснова Наталья Александровна – кандидат экономических наук, доцент, руководитель НОО «Профессиональная наука»

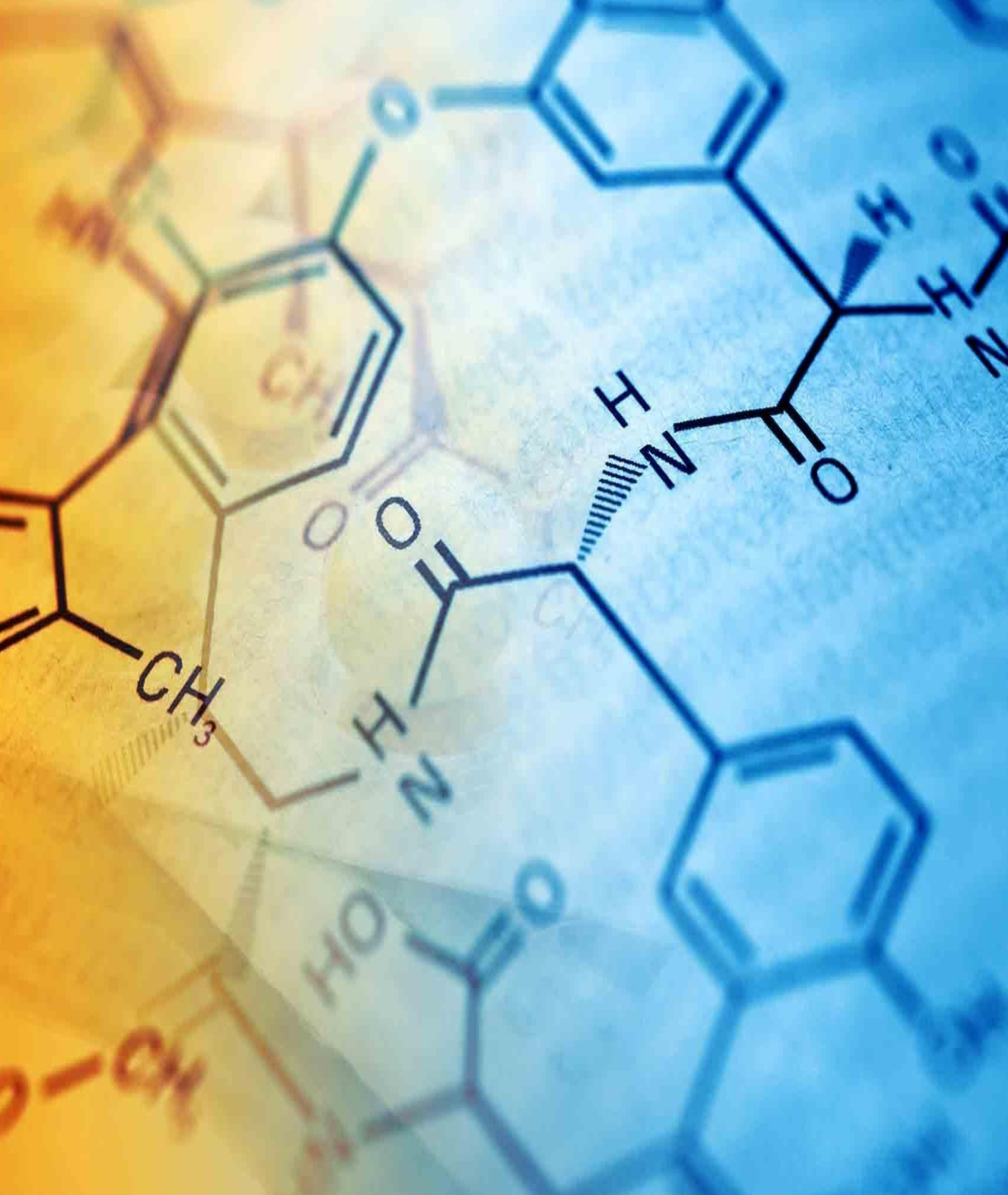
**Технический редактор:** Канаева Ю.О.

Подписано в печать

Формат 60x85 1/16.

Бумага офсетная. Усл. печ. л. 5,1

Издательство: НОО «Профессиональная наука»



ISBN 978-5-907607-11-8



9 785907 607118

Усл. печ. л. 5,1.

Объем издания 10,9 МВ

Оформление электронного издания:

НОО Профессиональная наука, mail@scipro.ru

Дата размещения: 15.10.2022 г.

URL: [http://scipro.ru/conf/plant\\_biochemistry.pdf](http://scipro.ru/conf/plant_biochemistry.pdf)