

## ЗАНЯТИЕ №17-18 «НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ, ИХ СТРУКТУРА И СВОЙСТВА»

### Вопросы к занятию

1. Пуриновые и пиримидиновые основания. Лактим-лактаманная таутометрия.
2. Нуклеозиды: строение, строение и номенклатура. Рибонуклеозиды и дезоксирибонуклеозиды.
3. Нуклеотиды: строение и номенклатура.
4. Нуклеиновые кислоты: строение и биороль.
5. Строение нуклеозидомоно-, ди-, трифосфатов. Аденозинтрифосфат.
6. Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК). Первичная и вторичная структура нуклеиновых кислот.
7. Рибонуклеиновая кислота (РНК), её строение.
8. Роль ДНК и РНК в биохимических процессах.

### § 1 Нуклеиновые основания, нуклеозиды, нуклеотиды

Нуклеиновые кислоты – сложные высокомолекулярные соединения, играющие важнейшую роль в жизнедеятельности организмов. Нуклеиновые кислоты были открыты более 130 лет назад (в 1869-1870гг.) немецким ученым Ф.Мишером, однако наиболее интересные данные, касающиеся их строения, свойств и биологической роли, были получены лишь в 20 веке, когда в биохимии и биологии стали широко применяться новейшие физические и химические методы исследований. Благодаря этому было установлено, что самые важные процессы жизнедеятельности – синтез белков, явления роста и размножения, передача наследственных свойств – происходят при участии нуклеиновых кислот.

Полимерные цепи нуклеиновых кислот построены из мономерных единиц - нуклеотидов, в связи с чем нуклеиновые кислоты называются полинуклеотидами. Нуклеиновые кислоты – биополимеры, молекулярная масса которых во многих случаях превышает молекулярную массу белков и часто исчисляется сотнями и миллионами.

Нуклеотиды представляют собой трехкомпонентное образование, включающее гетероциклическое основание, углеводный остаток и фосфатную группу, чем отличаются от обычно неделимых мономерных звеньев других полимеров. Общий вид структуры полинуклеотидной цепи следующий:

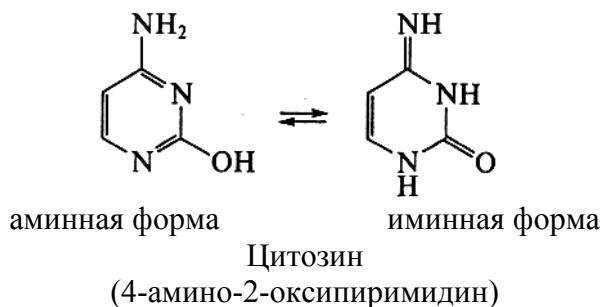
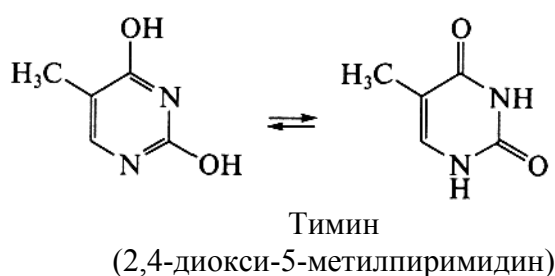
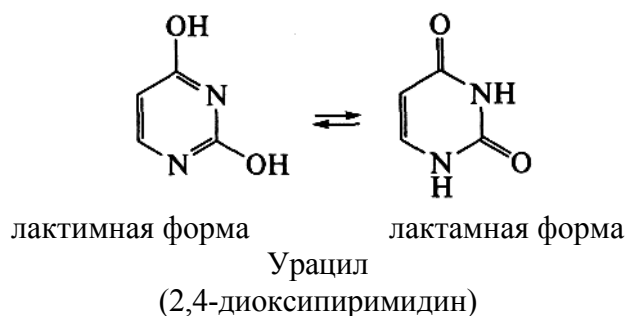


Высокомолекулярный характер, лабильность и большая сложность строения создает огромные трудности при изучении нуклеиновых кислот. В последние годы, однако, в этом направлении достигнуты существенные успехи: выяснен общий тип строения нуклеиновых кислот, расшифровано строение некоторых наиболее просто построенных нуклеиновых кислот (так называемых транспортных РНК), осуществлены принципиальной важности синтезы.

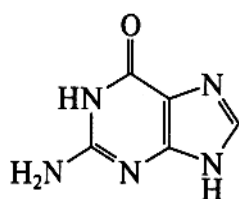
Нуклеиновые кислоты можно расщепить до моонуклеотидов; последние гидролизуются на пиримидиновые или пуриновые основания, рибозу (и дезоксирибозу) и фосфорную кислоту:

*Нуклеиновая кислота → Моонуклеотиды → Основание + Рибоза (или дезоксирибоза) +  $H_3PO_4$ .*

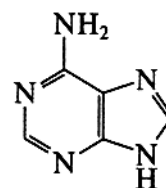
**Нуклеиновые основания.** Являются производными азотсодержащих гетероциклических соединений — пиримидина или пурина. Пиримидиновые основания, выделенные в составе полинуклеотидных цепей ДНК, представлены тиминном и цитозином; в составе РНК — урацилом и цитозином. Данные соединения обнаруживают способность к лактим-лактаминной и амин-иминной таутомерии:



Аденин и гуанин являются представителями пуриновых нуклеиновых оснований:



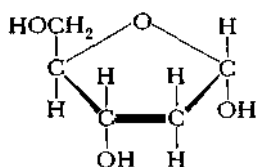
Гуанин (оксо-форма)  
(2-амино-6-оксопурин)



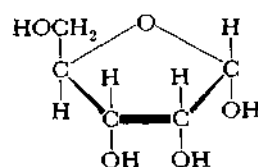
Аденин (амино-форма)  
(6-аминопурин)

Следует отметить, что пиримидиновые и пуриновые основания в составе полинуклеотидов представлены лактаминной (оксо-) и иминной формами, что обусловлено возможностью образования водородных связей между остатками оснований в цепях нуклеиновых кислот: тимин — аденин и цитозин — гуанин в ДНК; урацил — аденин и цитозин — гуанин в РНК. В ходе изомерных превращений сохраняется ароматичность указанных структур, так как оксо- и иминная группировки входят в сопряженную систему цикла, что очень важно для обеспечения устойчивости азотистых оснований.

Углеводными компонентами моонуклеотидов обычно являются D-рибоза (в форме β-D-рибофуранозы) и β-D-2-дезоксирибоза, в редких случаях глюкоза. Таким образом, пентозы в состав нуклеотидов входят в виде фуранозной формы с β-конфигурацией аномерного атома углерода — C<sub>1</sub>.



$\beta$ ,D – рибоза

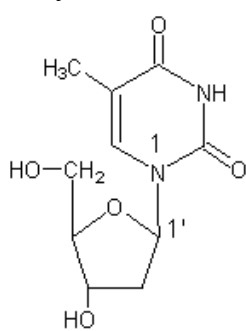


$\beta$ ,D - дезоксирибоза

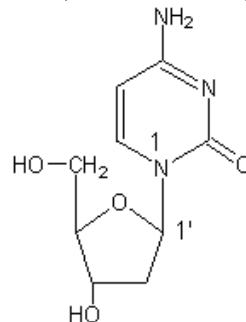
**Нуклеозиды.** От нуклеотида можно отщепить фосфорную кислоту и получить нуклеозид, состоящий из пуринового или пиримидинового основания и пентозы. По своему химическому строению нуклеозиды являются гликозидами  $\beta$ -D-рибозы или дезоксирибозы. N-гликозидная связь образуется между аномерным атомом C<sub>1</sub> в углеводе и атомом азота нуклеинового основания: у пиримидиновых оснований это N<sub>1</sub> и у пуриновых – N<sub>9</sub>. При этом всегда образуется  $\beta$ -гликозидная связь.

В зависимости от природы углеводного остатка (пентозы) различают *рибонуклеозиды* и *дезоксирибонуклеозиды*.

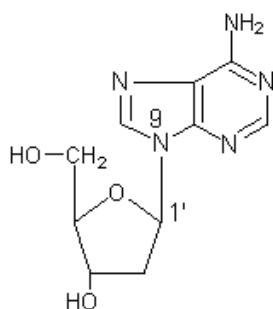
В состав дезоксирибонуклеиновых кислот (ДНК) входят следующие нуклеозиды:



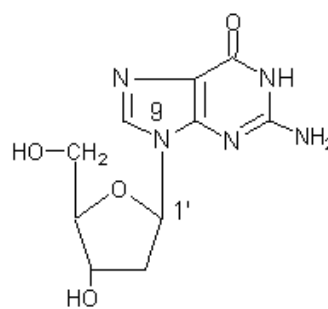
дезокситимидин



дезоксцитидин

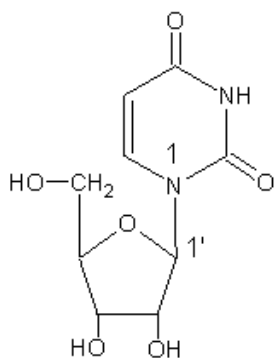


дезоксаденозин

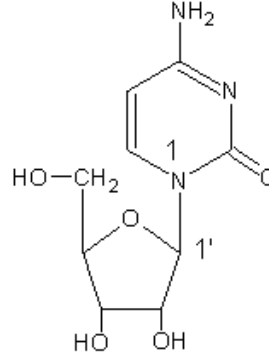


дезоксигуанозин

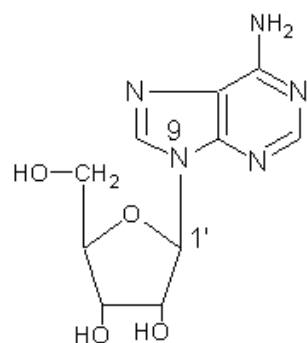
В состав рибонуклеиновых кислот (РНК) входят нуклеозиды, являющиеся N-гликозидами D-рибозы. Их структурные формулы представлены ниже:



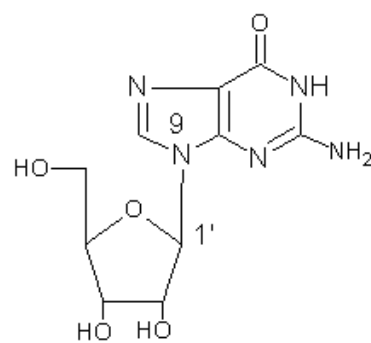
уридин



цитидин



аденозин



гуанозин

Названия нуклеозидов производятся от тривиального названия соответствующего гетероциклического азотистого основания с суффиксами *-идин* у пиримидиновых и *-озин* у пуриновых нуклеозидов. Для нуклеозидов, содержащих дезоксирибозу вначале добавляют слово «дезокси-». Исключение из этого правила сделано для нуклеозидов тимина (таблица 1).

Таблица 1

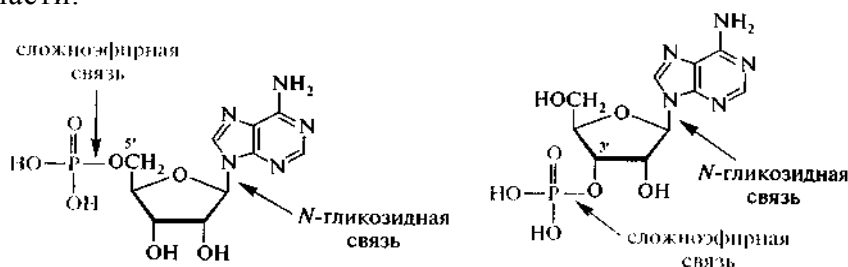
Номенклатура нуклеозидов

Компоненты нуклеозида	Нуклеозид	Индекс нуклеозида
Аденин + рибоза	Аденозин	A
Аденин + дезоксирибоза	Дезоксиаденозин	dA
Гуанин + рибоза	Гуанозин	G
Гуанин + дезоксирибоза	Дезоксигуанозин	dG
Цитозин + рибоза	Цитидин	C
Цитозин + дезоксирибоза	Дезоксицитидин	dC
Урацил + рибоза	Уридин	U
Урацил + дезоксирибоза	Дезоксиуридин	dU
Тимин + рибоза	Риботимидин	T
Тимин + дезоксирибоза	Тимидин	dT

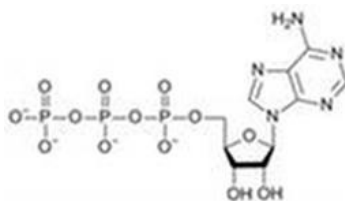
Нуклеозиды чаще обозначают сокращенно однобуквенным индексом, но существует также система трехбуквенного индекса.

Нуклеозиды, являясь N-гликозидами, устойчивы к гидролизу в слабощелочной среде, но расщепляются в кислой среде. Пуриновые нуклеозиды гидролизуются легко, пиримидиновые — труднее.

**Нуклеотиды.** С химической точки зрения нуклеотиды являются фосфатами нуклеозидов, так как при образовании нуклеотида возникает сложноэфирная связь между фосфорной кислотой и гидроксильной группой в положении C<sub>5</sub> или C<sub>3</sub> пентозного остатка. В связи с наличием в молекуле остатка фосфорной кислоты нуклеотиды проявляют свойства двухосновной кислоты с  $pK_1 = 0,9 - 1,5$  и  $pK_2 = 6 - 6,5$ ; в физиологических условиях при  $pH \approx 7$  находятся в полностью ионизированном состоянии. Обратите внимание на сложно-эфирные и гликозидные связи в структурах нуклеотидов, соединяющих их составные части.

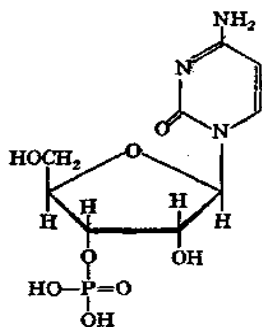


Нуклеотиды могут содержать несколько остатков фосфорной кислоты за счет ангидридных связей. Примеры некоторых таких нуклеотидов представлены ниже:

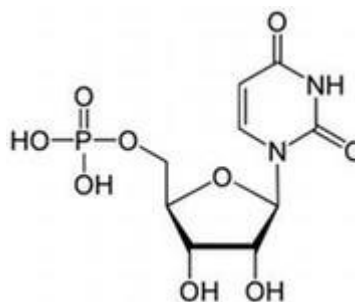


Аденозин – 5' - трифосфат

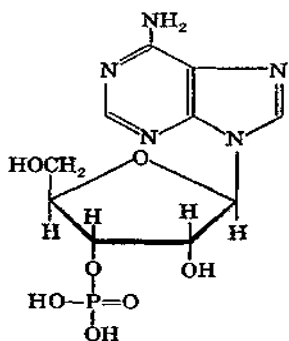
В зависимости от строения углевода различают рибонуклеотиды (мономеры РНК) и дезоксирибонуклеотиды (мономерные звенья ДНК). В состав РНК входят: цитидинмонофосфат (ЦМФ), уридинмонофосфат (УМФ), аденозинмонофосфат (АМФ) и гуанозинмонофосфат (ГМФ). Нуклеотидный состав ДНК представлен дезоксицитидинмонофосфатом (дЦМФ), дезокситимидинмонофосфатом (дТМФ), дезоксиаденозинмонофосфатом (дАМФ) и дезоксигуанозинмонофосфатом (дГМФ). Схемы указанных нуклеотидов приведены ниже:



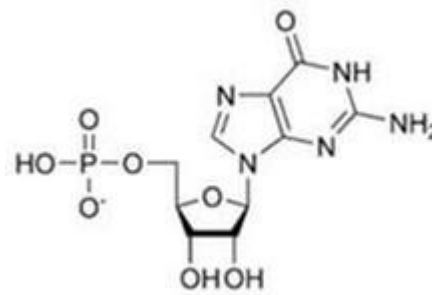
Цитидин – 3' - монофосфат  
(3' ЦМФ)



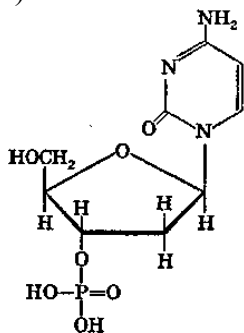
уридин - 5' - монофосфат  
(УМФ)



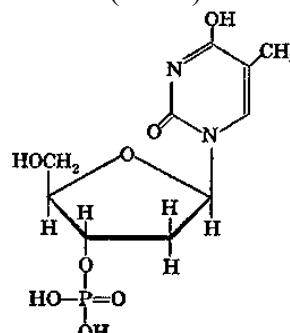
Аденозин – 3' - монофосфат  
(3' АМФ)



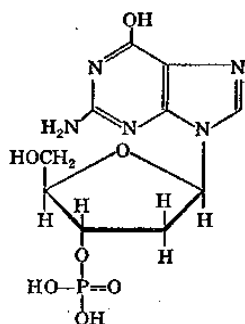
гуанозин - 5' - монофосфат  
(ГМФ)



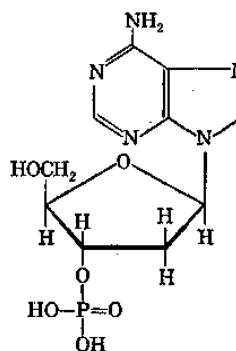
Дезоксицитидин – 3' - монофосфат  
(дЦМФ)



дезокситимидинмонофосфат  
(дТМФ)



дезоксиаденозинмонофосфат  
(дАМФ)



дезоксигуанозинмонофосфат  
(дГМФ)

Нуклеотиды обычно называют или как соответствующие кислоты (монозамещенные производные фосфорной кислоты), или как соли (монофосфаты) с указанием в обоих случаях положение фосфатного остатка (таблица 2):

Таблица 2

Названия нуклеотидов:

как кислот	как солей
5'-Адениловая кислота	Аденозин-5'-фосфат
5'-Гуаниловая кислота	Гуанозин-5'-фосфат
5'-Цитидиловая кислота	Цитидин-5'-фосфат
5'-Уридиловая кислота	Уридин-5'-фосфат
5'-Тимидиловая кислота	Тимидин-5'-фосфат

## § 2 Нуклеотидный состав и структура ДНК и РНК

Нуклеотидный состав, т.е. набор и соотношение нуклеотидных компонентов, служит очень важной характеристикой нуклеиновых кислот. Один из основных путей установления состава нуклеиновых кислот основан на исследовании продуктов их гидролитического расщепления. Поскольку межнуклеотидные связи в полинуклеотидах являются сложноэфирными, то полинуклеотидные цепи способны гидролизироваться как в кислой, так и щелочной среде.

Химический гидролиз ДНК почти не используется из-за осложнения его побочными процессами. Более предпочтителен ферментативный гидролиз ДНК под действием нуклеаз. Обычно для этой цели используют змеиный яд, в котором содержатся ферменты, расщепляющие сложноэфирную связь с фосфорной кислотой (фосфодиэстеразы и фосфомоноэстеразы). Нуклеазы проявляют специфичность по отношению к типу нуклеиновых кислот; их делят на рибонуклеазы и дезоксирибонуклеазы. Выделение и идентификацию компонентов нуклеиновых кислот производят с помощью физико-химических методов. Очень важную роль в разделении сложных смесей играют хроматографические методы. Пиримидиновые и пуриновые основания, обладающие вследствие ароматического характера заметным поглощением около 260 нм, обычно идентифицируют с помощью УФ-спектроскопии. Поскольку нуклеотиды имеют кислотный характер и способны находиться в ионизированном состоянии, то для их идентификации используют также электрофорез.

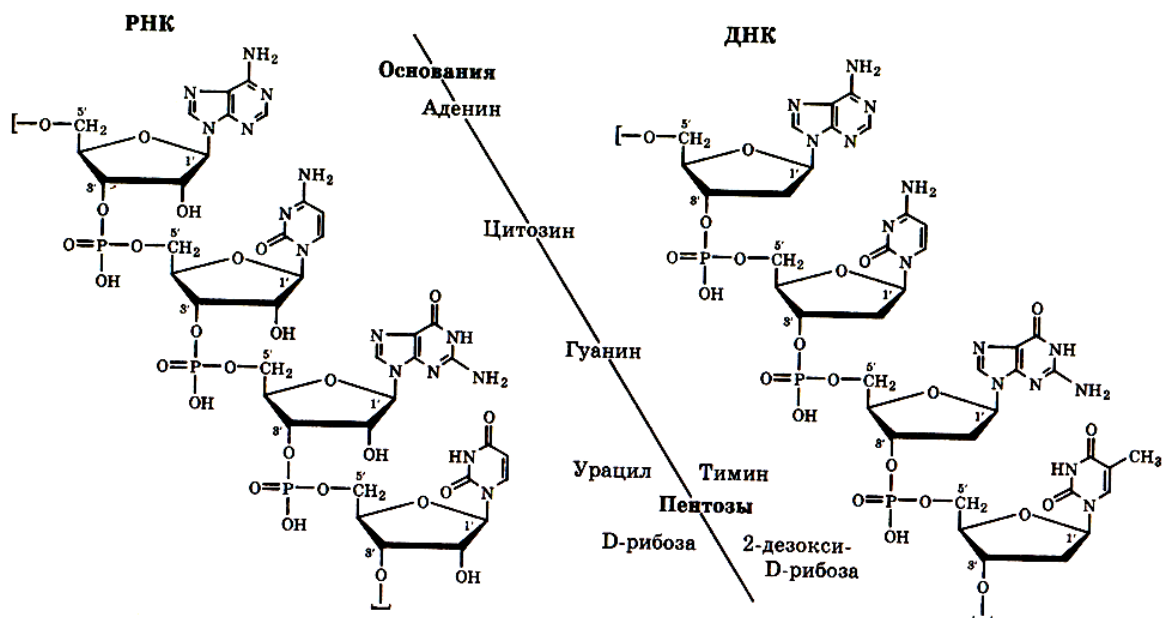
Наряду с определением нуклеотидного состава важнейшая задача состоит и в установлении нуклеотидной последовательности, т.е. порядка чередования нуклеотидных звеньев. Общий подход заключается в использовании блочного метода: сначала полинуклеотидную цепь направленно расщепляют на более мелкие блоки – олигомеры и определяют в них нуклеотидную последовательность. Такой анализ повторяют дважды, используя во второй раз такие расщепляющие агенты, которые делят цепь на фрагменты в иных местах по сравнению с первым разом. Полинуклеотидную цепь расщепляют на

довольно короткие фрагменты. Более длинные олигонуклеотиды пока еще трудно поддаются изучению.

Первичная структура нуклеиновых кислот определяется природой и последовательностью нуклеотидных звеньев, связанных сложными эфирами между пентозами и фосфатными группами (рисунок 14.1).

Рисунок 14.1.

Первичная структура участка цепи нуклеиновых кислот

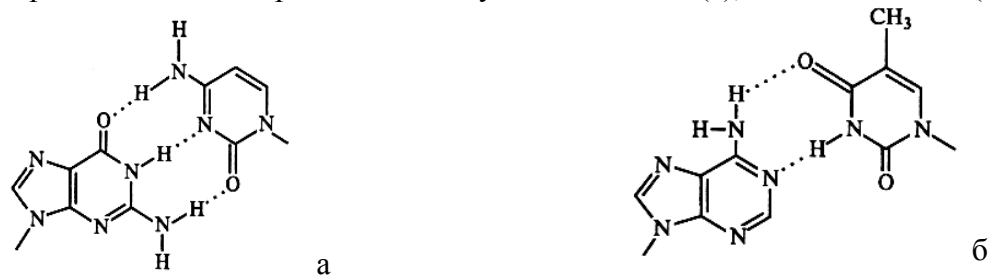


В составе молекулы ДНК выделено значительно большее число нуклеотидных остатков, чем в молекуле РНК. Молекулярная масса ДНК порядка 10 млн; ДНК в условиях клетки нерастворима. Длина молекул ДНК человека составляет примерно 3 — 5 см; молекула РНК значительно короче — менее 0,01 см.

Вторичная структура нуклеиновых кислот. Согласно вторичной структуре полинуклеотидная цепь ДНК представляет собой двойную спираль, в которой пуриновые и пиримидиновые основания направлены внутрь. Между пуриновым основанием одной цепи и пиримидиновым основанием другой цепи имеются водородные связи, стабилизирующие такую структуру. Основания, образующие пары, связанные водородными связями, называются *комплементарными*. В ДНК комплементарными будут: аденин — тимин, образующие между собой две водородные связи, и гуанин — цитозин, связанные тремя водородными связями (рисунок 14.2). Это означает, что пуриновым основаниям аденину и гуанину в одной цепи будут соответствовать пиримидиновые основания тимин и цитозин в другой цепи. Полинуклеотидные цепи, образующие двойную спираль, не идентичны, но комплементарны между собой.

Рисунок 14.2

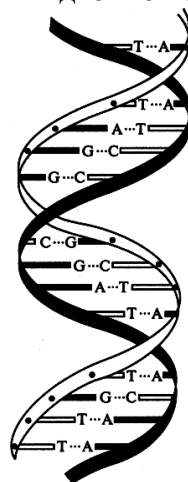
Водородные связи в паре оснований гуанин -цитозин (а), аденин — тимин (б)



Макромолекулы ДНК связаны между собой попарно при помощи водородных связей в виде двойной спирали постоянного диаметра (рисунок 14.3). Остатки нуклеиновых оснований направлены внутрь спирали, диаметр которой равен примерно 2 нм.

Рисунок 14.3.

Схема строения двойной спирали ДНК



На один виток спирали приходится 10 пар оснований. Для обеспечения наибольшей устойчивости этой структуры водородных связей должно быть максимально много. Только при выполнении этого условия обеспечивается экспериментально доказанное постоянство суммарных размеров боковых групп и неизменность диаметра двойной спирали на всем ее протяжении. В этой взаимной обусловленности последовательности звеньев в обеих цепях заключается принцип комплементарности.

Комплементарность цепей и последовательность звеньев составляют химическую основу важнейших функций нуклеиновых кислот: ДНК — хранение и передача наследственной информации, а РНК — непосредственное участие в биосинтезе белка. Молекулярная масса ДНК варьирует от нескольких миллионов до десятка миллиардов, у РНК — от десятка тысяч до нескольких миллионов.

Комплементарность оснований лежит в основе закономерностей, сформулированных Э. Чаргаффом, которым подчиняется нуклеотидный состав ДНК различного происхождения.

#### **Правила Чаргаффа:**

**количество пуриновых оснований равно количеству пиримидиновых оснований, т.е.  $(A+G)=(Ц+T)$ .**

Количество аденина равно количеству тимина ( $A=T$ ); аналогично количество гуанина равно количеству цитозина ( $G=Ц$ ).

Количество оснований, содержащих аминогруппу в положении 4 пиримидинового и положении 6 пуринового ядра, равно количеству оснований, содержащих в этих же положениях оксогруппу. Это означает, что  $A+Ц=G+T$ .

Для РНК правила Чаргаффа либо не выполняются, либо выполняются с некоторым приближением. Это обусловлено тем, что в составе РНК содержится много минорных оснований.

Сравнение макромолекулы ДНК с винтовой лестницей наводит на мысль об ее хиральности. Действительно, природные ДНК обладают оптической активностью. В то же время смеси нуклеотидов, составляющих ДНК, а также разупорядоченные полинуклеотидические цепи оптически неактивны. Это свидетельствует о том, что оптическая активность природных ДНК связана с хиральностью их вторичной структуры.

Каркас спирали образован чередующимися углеводными и фосфатными остатками. Окружающая водная среда контактирует с гидрофильной частью спирали, а внутренняя часть спирали (основания) с водой не контактирует.

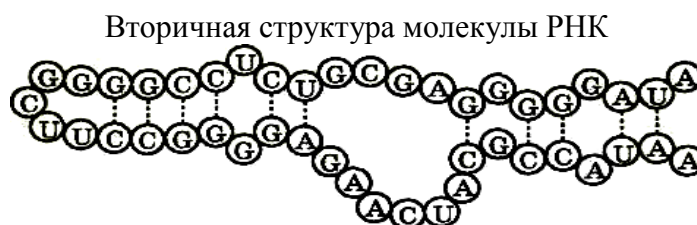


Молекула ДНК, в отличие от молекулы РНК, в большинстве случаев состоит из двух комплементарных взаимозакрученных цепей. В зависимости от длины витка и угла спирали, а также ряда других ее геометрических параметров, различают, более десяти разнообразных упорядоченных спиральных структур ДНК. В стабилизации этих структур наряду с водородными связями, действующими поперек спирали, большую роль играют межмолекулярные взаимодействия, направленные вдоль спирали между соседними пространственно сближенными азотистыми основаниями. Поскольку эти взаимодействия направлены вдоль стопки азотистых оснований молекулы ДНК, их называют стэкинг-взаимодействиями. Таким образом, взаимодействия азотистых оснований между собой скрепляют двойную спираль молекулы ДНК и вдоль, и поперек ее оси.

Сильное стэкинг-взаимодействие всегда усиливает водородные связи между основаниями, способствуя уплотнению спирали. Вследствие этого молекулы воды из окружающего раствора связываются в основном с пентозофосфатным остовом ДНК, полярные группы которого находятся на поверхности спирали. При ослаблении стэкинг-взаимодействия молекулы воды, проникая внутрь спирали, конкурентно взаимодействуют с полярными группами оснований, инициируют дестабилизацию и способствуют дальнейшему распаду двойной спирали. Все это свидетельствует о динамичности вторичной структуры ДНК под воздействием компонентов окружающего раствора. Двойная спираль характерна для большинства молекул ДНК. Однако ДНК может иметь и другие формы. В некоторых вирусах содержится одноцепочечная ДНК, встречаются также кольцевые формы.

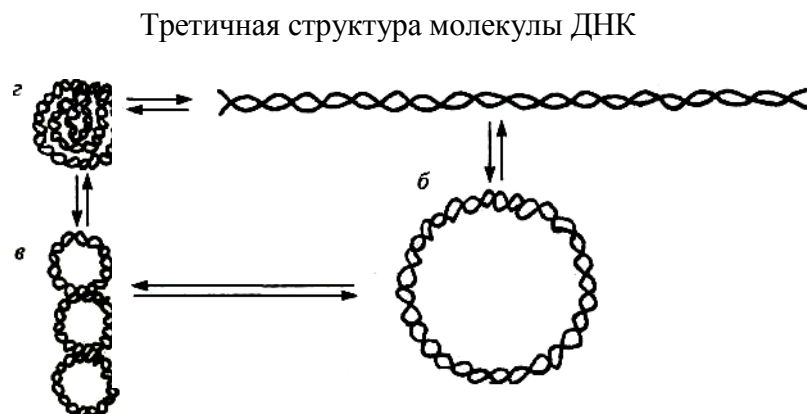
Биспиральные структуры в молекулах РНК возникают в пределах одной и той же цепи в тех зонах, где расположены комплементарные азотистые основания аденин - урацил и гуанин - цитозин (рисунок 14.4). В результате вторичная структура молекулы РНК содержит биспиральные участки и петли, число и размеры которых определяются первичной структурой молекулы и составом окружающего раствора.

Рисунок 14.4



Третичная структура нуклеиновых кислот. Двойная спираль молекул ДНК существует в виде линейной, кольцевой, суперкольцевой и компактных клубковых форм. Между этими формами совершаются взаимные переходы при действии особой группы ферментов – топоизомераз, изменяющих пространственную структуру (рисунок 14.5).

Рисунок 14.5



а -линейная, б - кольцевая, в - суперкольцевая, г - компактный клубок

Третичная структура многих молекул РНК пока еще требует окончательного выяснения, но уже установлено, что она зависит не только от первичной и вторичной структуры, но и от состава окружающего раствора.

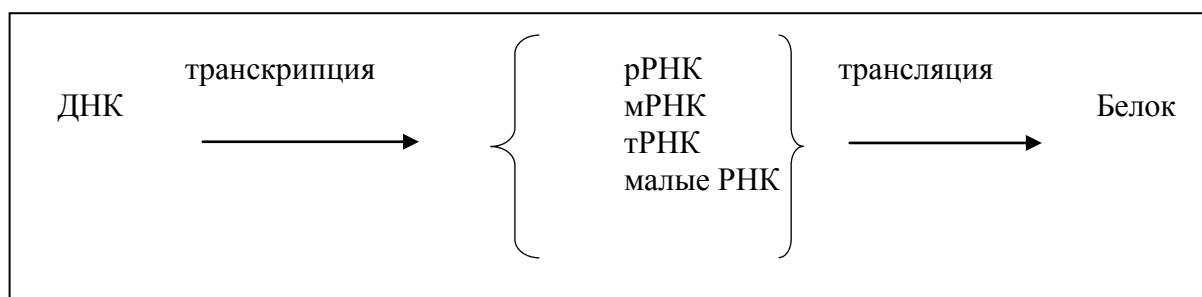
### § 3 Биологические функции нуклеиновых кислот

Биологические функции ДНК и РНК полностью определяются только совокупностью первичной, вторичной и третичной структур.

Нуклеиновые кислоты - информационные биополимеры, осуществляющие хранение и передачу генетической информации во всех живых организмах, а также участвующие в биосинтезе белков. ДНК является носителем генетической информации, которая записана через определенную последовательность расположения в цепи четырех гетероциклических оснований. Первый этап реализации генетической информации заключается в том, что на конкретных участках одной из нитей молекулы ДНК происходит синтез молекул РНК. Биосинтез РНК, называемый *транскрипцией*, обычно происходит в результате комплементарного копирования ДНК-матрицы с помощью РНК-полимеразы. Синтезированная РНК содержит точную копию конкретного участка ДНК.

В результате транскрипции образуются четыре различных вида РНК: *рибосомальная* рРНК, *матричная* мРНК (информационная), *транспортная* тРНК и *малые ядерные* РНК, роль которых разнообразна, но до конца еще не выяснена. Каждая из синтезированных РНК играет строго определенную роль на втором этапе реализации генетической информации - *трансляции*.

Реализация генетической информации с помощью нуклеиновых кислот происходит по схеме:



Рибосомальная РНК входит совместно с белками в состав рибосом. Матричная РНК, объединяясь с рибосомами, образует полирибосому, в которой с помощью ферментов и транспортных РНК, поставляющих определенные аминокислоты, происходит трансляция - синтез белков в соответствии с информацией, записанной на мРНК. Информация о последовательности аминокислот в молекуле белка считывается с последовательности гетероциклических оснований в мРНК. Конкретная группа из трех гетероциклических оснований в молекуле нуклеиновой кислоты, которая соответствует отдельной аминокислоте, называется *кодоном*. Совокупность кодонов составляет *генетический код*. Генетический код един для всего живого: у любого вида организмов каждая из  $\alpha$ -аминокислот кодируется одним и тем же кодоном или одними и теми же кодонами. (Несколько кодонов могут кодировать одну и ту же аминокислоту, но один и тот же кодон не способен кодировать разные аминокислоты.)

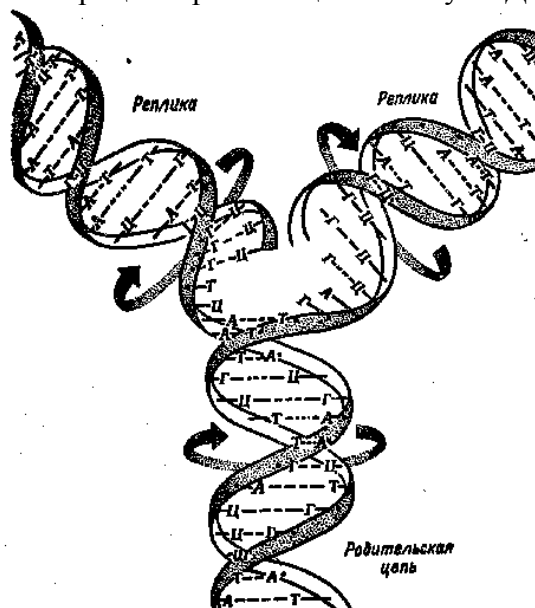
Комплементарность цепей составляет химическую основу еще одной важнейшей функции ДНК – хранения и передачи наследственных признаков.

При делении клеток двойная спираль ДНК раскручивается и разделяется на 2 цепи. На каждой отдельной цепи, как на матрице, происходит биосинтез новой цепи ДНК с учетом принципа комплементарности. Вновь образовавшаяся цепь не идентична, но

комплементарна исходной матрице. В результате образуются 2 новые двойные спирали ДНК, каждая из которых включает одну старую и одну вновь синтезированную цепи. Этот процесс называется репликацией молекулы ДНК (рисунок 14.6).

Рисунок 14.6

Схема процесса репликации молекулы ДНК.



Она лежит в основе обеспечения дочерних клеток молекулами ДНК, полностью идентичными с ДНК родительских клеток.

Сохранность нуклеотидной последовательности и точность ее транскрипции являются залогом безошибочной передачи генетической информации. Однако нуклеотидная последовательность ДНК под воздействием различных факторов может подвергаться изменениям, которые называются мутациями.

Наиболее распространенный вид мутации – замещение какой-либо пары оснований на другую. Одной из причин такого замещения может явиться сдвиг таутомерного равновесия. Например, тимин в лактамной форме не может образовывать водородные связи с пуриновым основанием гуанином. Если же тимин будет иметь лактимную форму, то у него появляется такая возможность. Это приводит к замене обычной пары Т-А на пару Т-Г. Аналогичная картина наблюдается, когда сдвиг в сторону лактимной формы происходит у гуанина. Тогда гуанин образует водородные связи с необычным для него основанием тиминном. Замена «нормальных» пар оснований передается при транскрипции генетического кода с ДНК на мРНК и приводит в итоге к изменению аминокислотной последовательности в синтезируемом белке. При накоплении мутации число ошибок в биосинтезе белка возрастает.

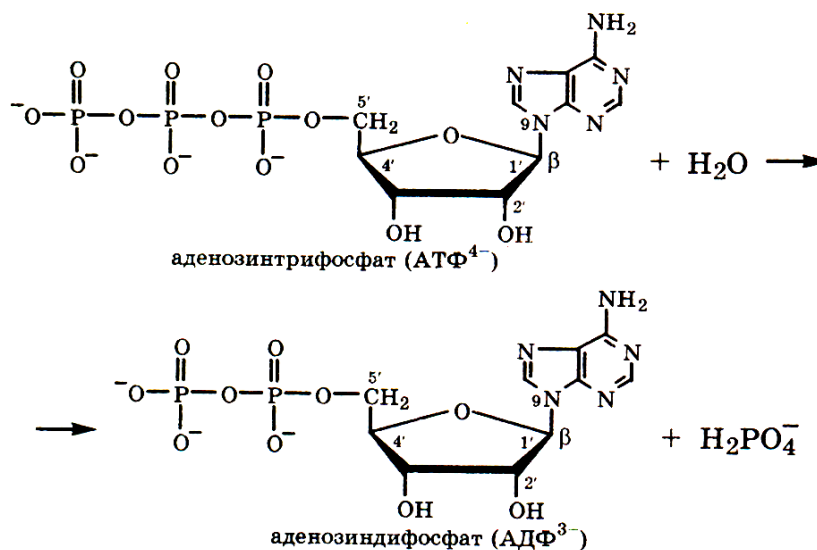
Другой причиной возникновения мутации служит воздействие химических факторов, а также различных видов излучений. Например, если на аденозин подействовать азотистой кислотой, то в результате известной реакции дезаминирования аминогруппа в адениновом основании превратится в гидроксильную группу. Результатом этой реакции будет превращение аденозина в другой нуклеозид – инозин, содержащий гипоксантин. Это может привести к замене в ДНК комплементарной пары оснований, т.к. адениловый нуклеотид комплементарен тимину, а образовавшийся инозин может образовывать комплементарную пару только с цитозином.

Мутации под воздействием различных химических соединений, называемых мутагенными веществами имеют большое значение для управления наследственностью с целью ее улучшения. Результаты этих исследований нашли применение в селекции сельскохозяйственных культур, создании штаммов микроорганизмов, производящих антибиотики, витамины, кормовые дрожжи.

Большое значение нуклеотидов не ограничивается тем, что они являются строительным материалом для нуклеиновых кислот. Им отведена еще одна важная роль в организме – они служат коферментами и участвуют в обмене веществ. Коферментами, например, являются НАД- и ФАД – производные аденозинфосфата, а коэнзим А – производное аденозиндифосфата

Во всех тканях организма в свободном состоянии содержатся не только монофосфаты, но и ди- трифосфаты нуклеозидов. Особенно широко известны аденинсодержащие нуклеотиды – аденозин-5'-фосфат (АМФ), аденозин -5'-дифосфат (АДФ), аденозин -5'-трифосфат (АТФ).

Все эти нуклеотиды способны обратимо превращаться друг в друга путем наращивания или отщепления фосфатных групп:



В этих соединениях фосфатные группы в физиологических условиях почти полностью ионизированы, поэтому их часто записывают в виде анионов АТФ<sup>4-</sup> и АДФ<sup>3-</sup>. Главная особенность этих нуклеотидов состоит в том, что их полифосфатные группы

содержат одну или две ангидридные группы  $\text{—P(=O)(O}^-\text{)—O—P(=O)(O}^-\text{)—}$ . При гидролизе такой группы разрывается связь, называемая макроэргической, и выделяется около 33 кДж/моль. Именно с этим связана роль АТФ в клетке как поставщика химической энергии для всех биохимических и физиологических процессов.

В настоящее время химики осуществляют многообразные трансформации нуклеотидов, для чего в молекулы моносахаридов вводятся дополнительные функциональные группы, как это имеет место, к примеру, с молекулой *азидотимидина* (препарат против СПИДа), или вместо фуранозного цикла используется нециклический радикал, напоминающий по строению моносахаридный остаток. Таким веществом является мощный антивирусный препарат - *ацикловир*. Ацикловир широко и успешно используется для лечения герпеса.

