

ДАГЕСТАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
УНИВЕРСИТЕТ  
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

# БИОЭНЕРГЕТИКА

*Лектор:*


*к.б.н., в.н.с. лаб. Биофизики ПИБР ДНЦ РАН,  
доц. Пиняскина Е.В.*

# ▶ КЛЕТОЧНОЕ ДЫХАНИЕ

ЛЕКЦИЯ\_3



# ПЛАН ЛЕКЦИИ:

- ▶ Клеточное дыхание
  - ▶ Дыхание при терморегуляции
  - ▶ Дыхание как механизм образования необходимых соединений
  - ▶ Дыхание как механизм уничтожения вредных веществ
  - ▶ Дыхание как механизм, влияющий на эволюцию
- 

# ОСНОВНЫЕ ПРОЦЕССЫ, ОБЕСПЕЧИВАЮЩИЕ КЛЕТКУ ЭНЕРГИЕЙ



▶ по отношению к энергетическим источникам



- ▶ **Хемотробы** используют для синтеза АТФ энергию, освобождаемую в результате химических реакций,
- ▶ **фототрофные** — световую энергию в процессе протекания фотосинтеза.

▶ Синтез молекул АТФ из АДФ и фосфатов может происходить двумя способами:

1. фосфорилированием в дыхательной или фотосинтетической электрон-транспортной цепи. Этот процесс у прокариот связан с мембранами или их производными, поэтому его называют *мембранным фосфорилированием*. Синтез АТФ в данном случае происходит при участии фермента АТФ-синтазы:



▶ 2. фосфорилированием на уровне субстрата. При этом фосфатная группа переносится на АДФ от вещества (субстрата), более богатого энергией, чем АТФ:



▶ Такой способ синтеза АТФ получил название **субстратного фосфорилирования**. В клетке реакции субстратного фосфорилирования не связаны с мембранными структурами и катализируются растворимыми ферментами промежуточного метаболизма.

- ▶ Клеточное дыхание — это окислительный распад органических питательных веществ с участием кислорода, сопровождающийся образованием химически активных метаболитов и освобождением энергии, которые используются клетками для процессов жизнедеятельности.

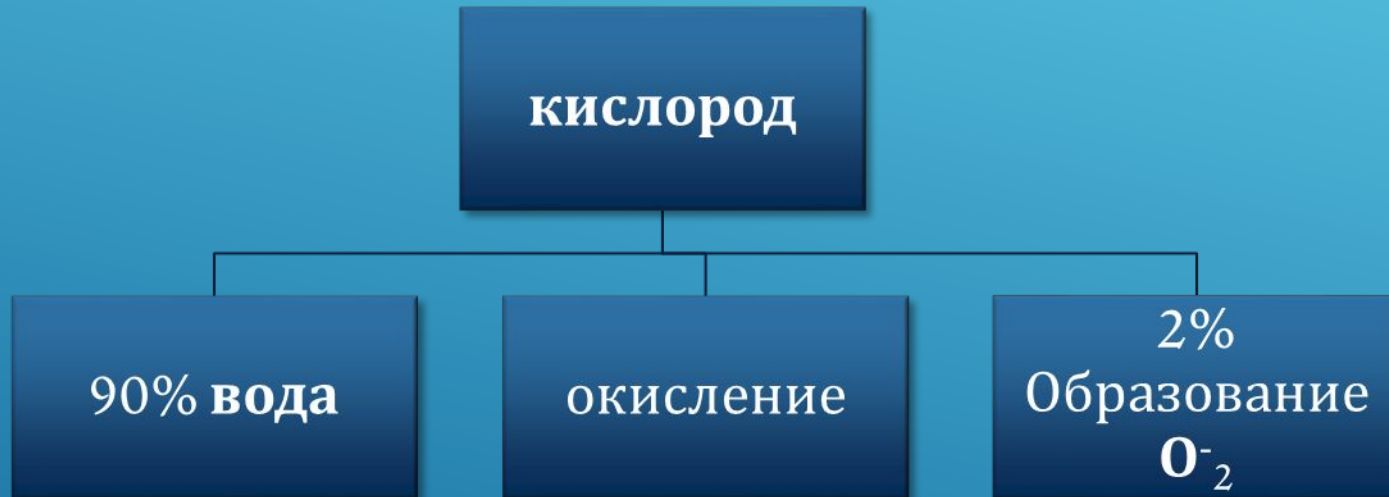
Общее уравнение дыхания имеет следующий вид:



Где  $Q=2878$  кДж/моль.

▶ ,

- ▶ Клеточным дыханием называют совокупность протекающих в каждой клетке ферментативных процессов, в результате которых молекулы углеводов, жирных кислот и аминокислот расщепляются в конечном счете до углекислоты и воды, а освобождающаяся биологически полезная энергия запасается клеткой и затем используется.
- ▶ **Клеточное дыхание** - поглощение кислорода ( $O_2$ ) живыми клетками



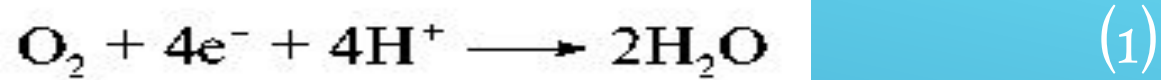
**ОКСИДАЗЫ**

**ОКСИГЕНАЗЫ**

$O_2^-$  донор e - семихиноны

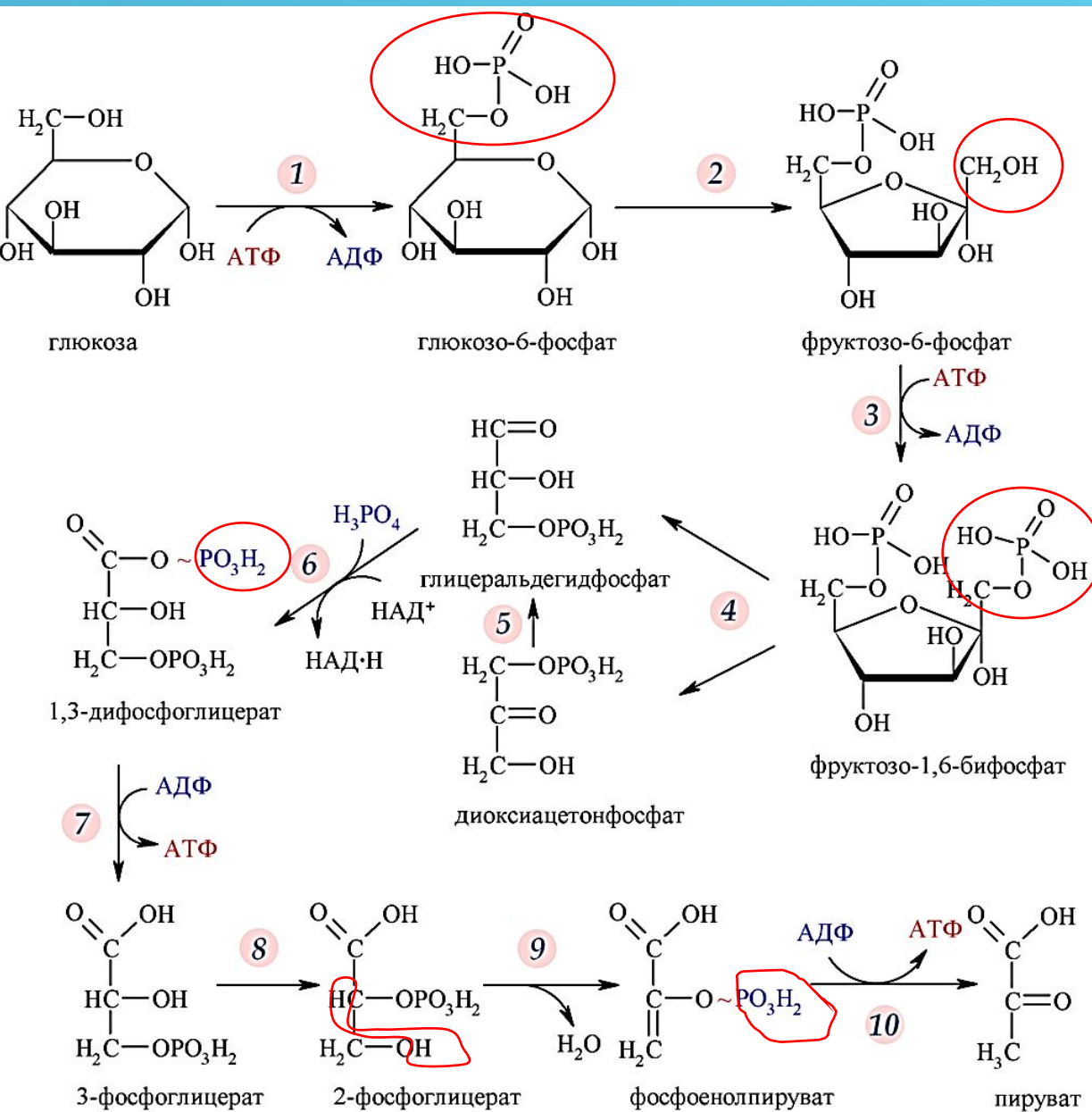


Процесс дыхания катализируется ферментами **оксидазами**:



→ более редкий случай – внедрение одного из атомов молекулы кислорода в органическое соединение. Эти процессы идут под действием **оксигеназ**.

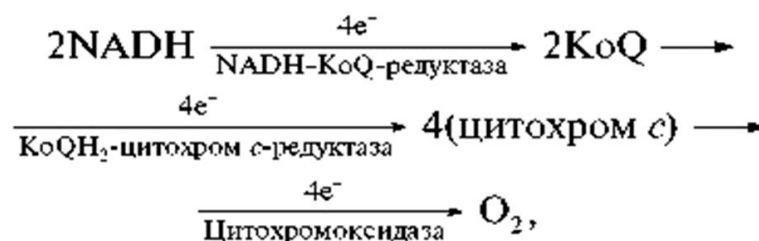
→ около 2% поглощаемого кислорода превращаются в супероксид ( $\text{O}_2^-$ ) в химических (неферментативных) реакциях одно-электронного восстановления  $\text{O}_2$ , (донорами электрона служат семихинон и некоторые другие промежуточные продукты дыхания)



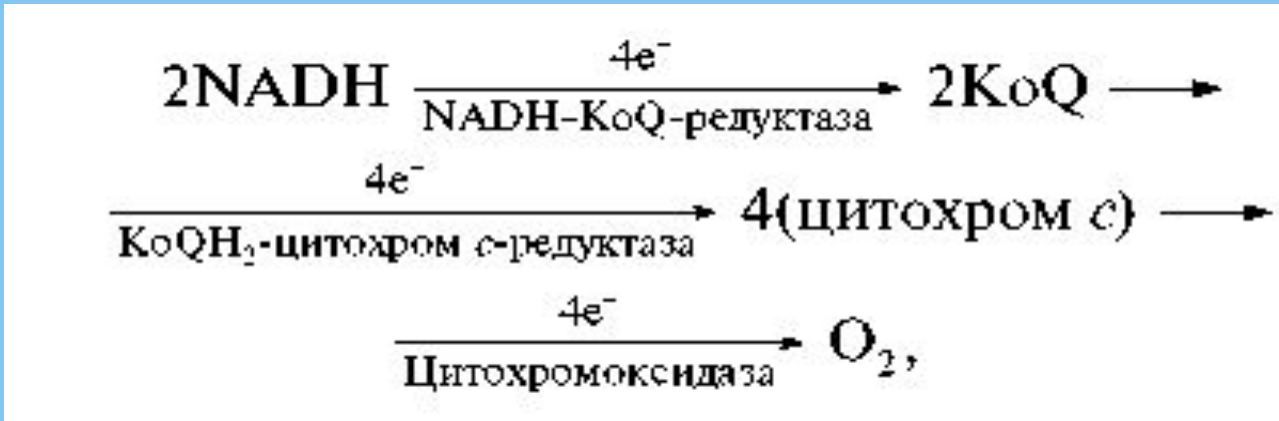
## Ферменты:

- 1 - Гексокиназа
- 2 - 2 - Глюкозо-6-фосфатизомераза
- 3 - 6-3 - 6-Фосфофруктокиназа
- 4 - Альдолаза
- 5 - Триозофосфатизомераза
- 6 - Глицеральдегидфосфат-дегидрогеназа
- 7 - Фосфоглицераткиназа
- 8 - Фосфоглицеромутаза
- 9 - Е9 - Енолаза
- 10 - 10 - Пируваткиназа

- ▶ Важнейший представитель оксидаз - *цитохромоксидаза* (цитохром *c*-оксидаза, *цитохром aa<sub>3</sub>*)
- ▶ локализован во внутренней мембране митохондрий животных, растений и грибов, а также в мембране некоторых аэробных бактерий.
- ▶ фермент класса оксидоредуктаз; катализирует конечный этап переноса электронов на кислород в процессе окислительного фосфорилирования.
- ▶ эукариотическая форма фермента состоит из 13 субъединиц: 3 основных каталитических (I, II, III – кодируются митохондриальным геномом) и 10 минорных, кодируемых ядерным геномом. Цитохром включает атомы меди.

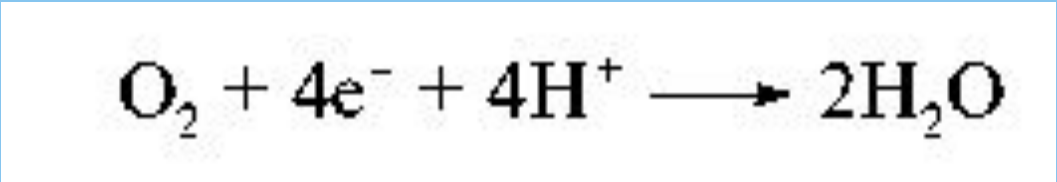


▶ **Цитохромоксидаза** – конечный фермент дыхательной цепи, последовательности ферментов и коферментов – переносчиков электронов от субстратов дыхания к  $O_2$ :



▶ где  $\text{КоQ}$  и  $\text{КоQH}_2$  – окисленная и восстановленная формы кофермента Q.

▶ Субстраты дыхания служат также источником протонов, используемых при образовании воды в реакции



# ЦИТОХРОМОКСИДАЗА

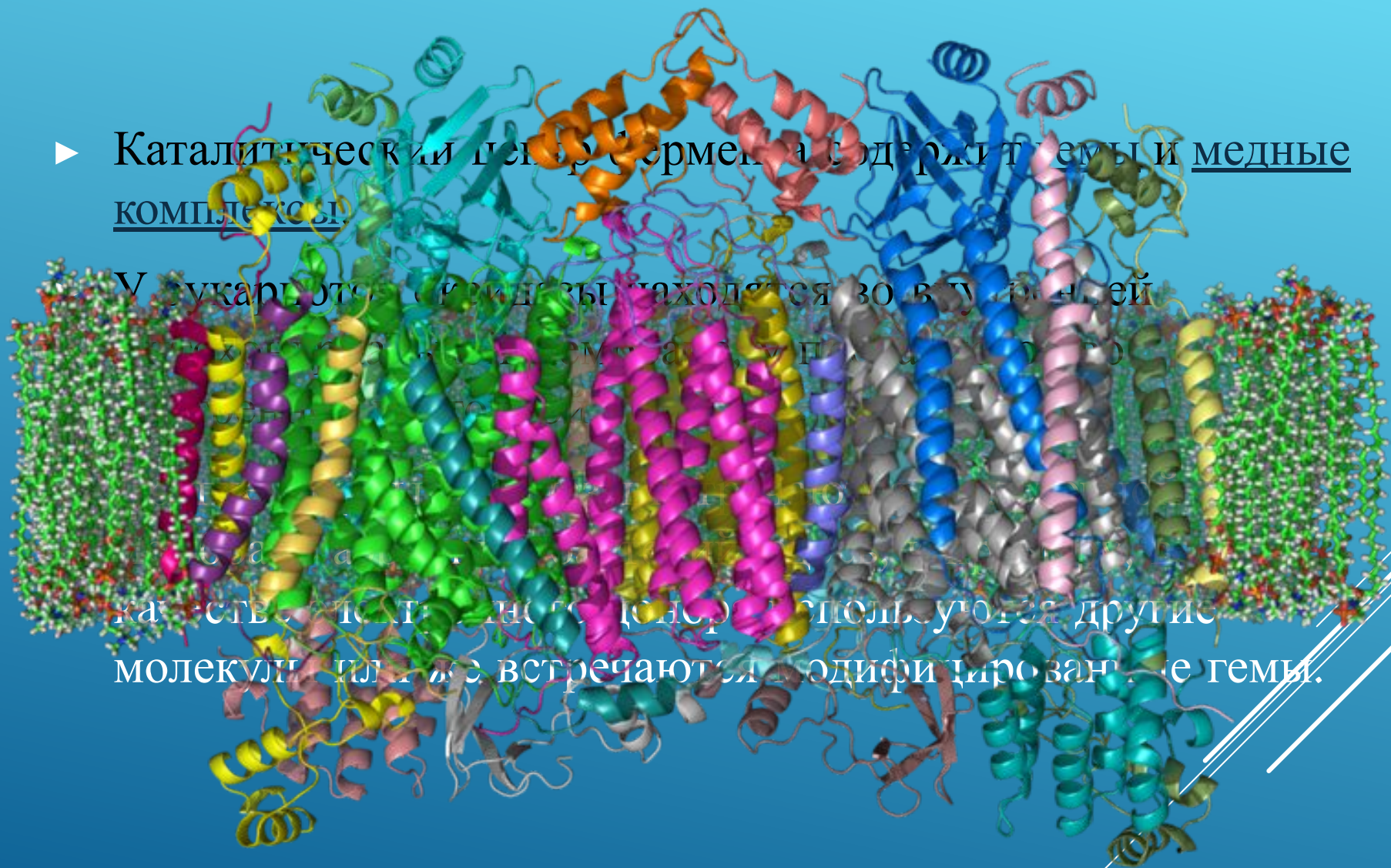
- ▶ Каталитический центр фермента содержит гем и медные комплексы

У эукариотов оксидозы находится во внутренней мембране митохондрий, а у прокариотов – в цитоплазме.

Гем – это порфириновое кольцо.

Связан с железом.

качество окислительного центра используются другие молекулы, или же встречаются модифицированные гемы.



# ЦИТОХРОМОКСИДАЗА, КОТОРАЯ НЕ ЛЮБИТ ПРОТОНЫ



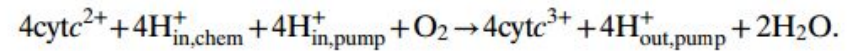
## Cytochrome *cbb*<sub>3</sub> of *Thioalkalivibrio* is a Na<sup>+</sup>-pumping cytochrome oxidase

Maria S. Muntyan<sup>a,1</sup>, Dmitry A. Cherepanov<sup>a</sup>, Anssi M. Malinen<sup>b</sup>, Dmitry A. Bloch<sup>a,c,2</sup>, Dimitry Y. Sorokin<sup>d,e</sup>, Inna I. Severina<sup>a,3</sup>, Tatiana V. Ivashina<sup>f</sup>, Reijo Lahti<sup>b</sup>, Gerard Muyzer<sup>g</sup>, and Vladimir P. Skulachev<sup>a,1</sup>

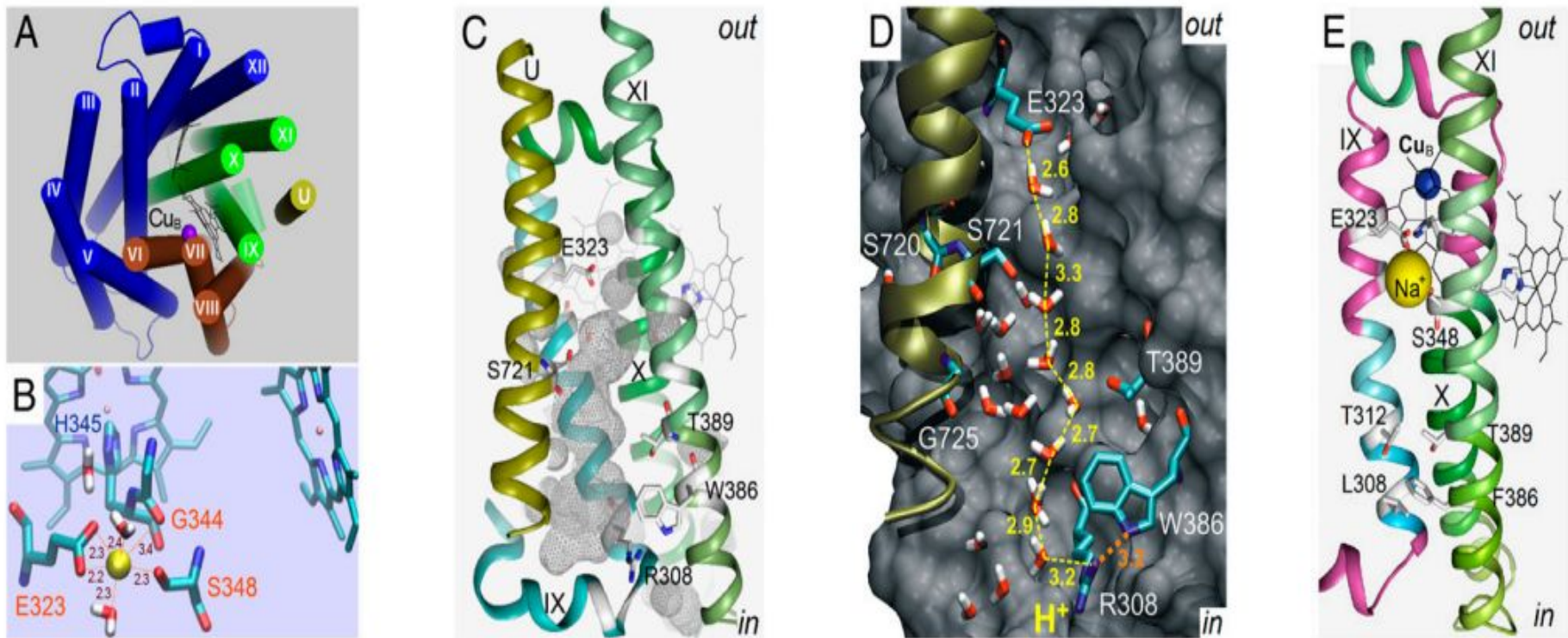
<sup>a</sup>Belozersky Institute of Physico-Chemical Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow 119991, Russia; <sup>b</sup>Department of Biochemistry, University of Turku, 20014 Turku, Finland; <sup>c</sup>Institute of Biotechnology, University of Helsinki, 00014 Helsinki, Finland; <sup>d</sup>Winogradsky Institute of Microbiology, Russian Academy of Sciences, Moscow 117312, Russia; <sup>e</sup>Department of Biotechnology, Delft University of Technology, 2628 BC Delft, The Netherlands; <sup>f</sup>Skryabin Institute of Biochemistry and Physiology of Microorganisms, Russian Academy of Sciences, Pushchino 142290, Russia; and <sup>g</sup>Microbial Systems Ecology, Department of Aquatic Microbiology, Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics, University of Amsterdam, 1098 XH Amsterdam, The Netherlands

Edited by Harry B. Gray, California Institute of Technology, Pasadena, CA, and approved May 15, 2015 (received for review September 4, 2014)

**Cytochrome c oxidases (Coxs) are the basic energy transducers in the respiratory chain of the majority of aerobic organisms. Coxs studied to date are redox-driven proton-pumping enzymes belonging to one of three subfamilies: A-, B-, and C-type oxidases. The C-type oxidases (*cbb*<sub>3</sub> cytochromes), which are widespread among pathogenic bacteria, are the least understood. In particular, the proton-pumping machinery of these Coxs has not yet been elucidated despite the availability of X-ray structure information. Here, we report the discovery of the first (to our knowledge) sodium-pumping Cox (Scox), a *cbb*<sub>3</sub> cytochrome from the extremely alkaliphilic bacterium *Thioalkalivibrio versutus*. This finding offers clues to the previously unknown structure of the ion-pumping channel in the C-type Coxs and provides insight into the functional properties of this enzyme.**



In A-type Coxs, two H<sup>+</sup> pathways in the main subunit were identified, the so-called D channel, conducting all pumped and part of chemical H<sup>+</sup>, and the K channel, conducting most of chemical H<sup>+</sup> (9). In C-type Coxs, only a K-channel analog was found (10). The described catalytic events are accomplished through generation of a transmembrane difference in H<sup>+</sup> potentials ( $\Delta\bar{\mu}_{\text{H}^{+}}$ ), which is used as a convertible membrane-linked biological currency. Microorganisms living in an alkaline environment maintain a nearly neutral cytoplasmic pH (11). This presents a problem for alkaliphiles because it gives rise to an inverted pH gradient that decreases the  $\Delta\bar{\mu}_{\text{H}^{+}}$  (12, 13). Some alkaliphilic microorganisms solve this



**Fig. 5.** Structural model of the ion-pumping channel in *cbb<sub>3</sub>* oxidases. (A) Cylindrical helix model of *P. stutzeri cbb<sub>3</sub>* catalytic subunit (*ccoN*) and  $\alpha$ -helix U (olive), viewed from periplasm (PDB ID code 3MK7). Helices VI–VIII (brown) form a “K channel” that conducts  $H^+$  for water production in the active center of all *cbb<sub>3</sub>* Coxs; helices IX–XI (green) form the proposed  $Na^+$ -pumping channel in  $Na^+$ -motive *cbb<sub>3</sub>* Coxs. (B)  $Na^+$  (yellow ball)-binding coordination shell in the active center in *ccoN* of *T. versutus cbb<sub>3</sub>*. It involves Glu323, Gly344, Ser348, and two water molecules as evaluated by VMD (27). (C) Large cavity (gray network) within  $\alpha$ -helices IX–XI (green and cyan) and U (olive) of *P. stutzeri cbb<sub>3</sub>*. Helix U, unresolved in the X-ray structure (26), was assigned to the *ccoH* sequence of *P. stutzeri cbb<sub>3</sub>* (*SI Text, section S3* and ref. 28) (see also D). (D) Transient  $H^+$ -conducting network predicted at the interface between *ccoN* and the  $\alpha$ -helix U (olive) of  $H^+$ -motive *P. stutzeri cbb<sub>3</sub>*. (E) Assumed  $Na^+$ -translocating pathway in *T. versutus cbb<sub>3</sub>*; yellow ball marks hydrated  $Na^+$  ion. Regions in



SCIENCEPHOTOLIBRARY

- ▶ Митохондрии взрослого человека перекачивают через свои мембраны около 500 г ионов  $H^+$  в день, образуя протонный потенциал.
- ▶ За это же время  $H^+$ -АТФ-синтаза производит около 40 кг АТФ из АДФ и фосфата, а процессы, использующие АТФ, гидролизуют всю эту массу АТФ назад в АДФ и фосфат



# Функции клеточного дыхания:

запасание энергии в  
конвертируемой форме  
АТФ или протонного  
потенциала

рассеяние энергии в  
виде тепла

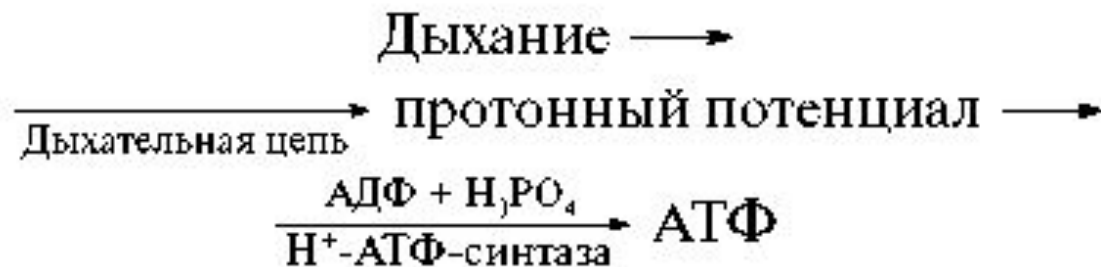
образование веществ,  
полезных для клетки

уборка веществ,  
присутствие которых  
в клетке  
нежелательно



# ЗАПАСАНИЕ ПОЛЕЗНОЙ ЭНЕРГИИ

- ▶ Основная функция в количественном отношении: большая часть кислорода поглощается клеткой для окисления субстратов дыхания, процесс сопряжен с образованием протонного потенциала
- ▶ протонный потенциал используется преимущественно для синтеза АТФ из АДФ и  $\text{H}_3\text{PO}_4$  под действием фермента  $\text{H}^+$ -АТФ-синтазы :



# ГИДРОЛИЗ АТФ ИСПОЛЬЗУЕТСЯ ДЛЯ ОБЕСПЕЧЕНИЯ:

1. биосинтеза веществ,
2. мышечного сокращения,
3. внутриклеточного движения,
4. транспорта ионов через внешнюю мембрану клетки и т. д.



- ▶ Митохондрии взрослого человека перекачивают через свои мембраны около 500 г ионов  $H^+$  в день, образуя протонный потенциал.
- ▶ За это же время  $H^+$ -АТФ-синтаза производит около 40 кг АТФ из АДФ и фосфата, а процессы, использующие АТФ, гидролизуют всю эту массу АТФ назад в АДФ и фосфат

▶ *Альтернативные функции клеточного дыхания:*



▶ *образование тепла в целях терморегуляции.*

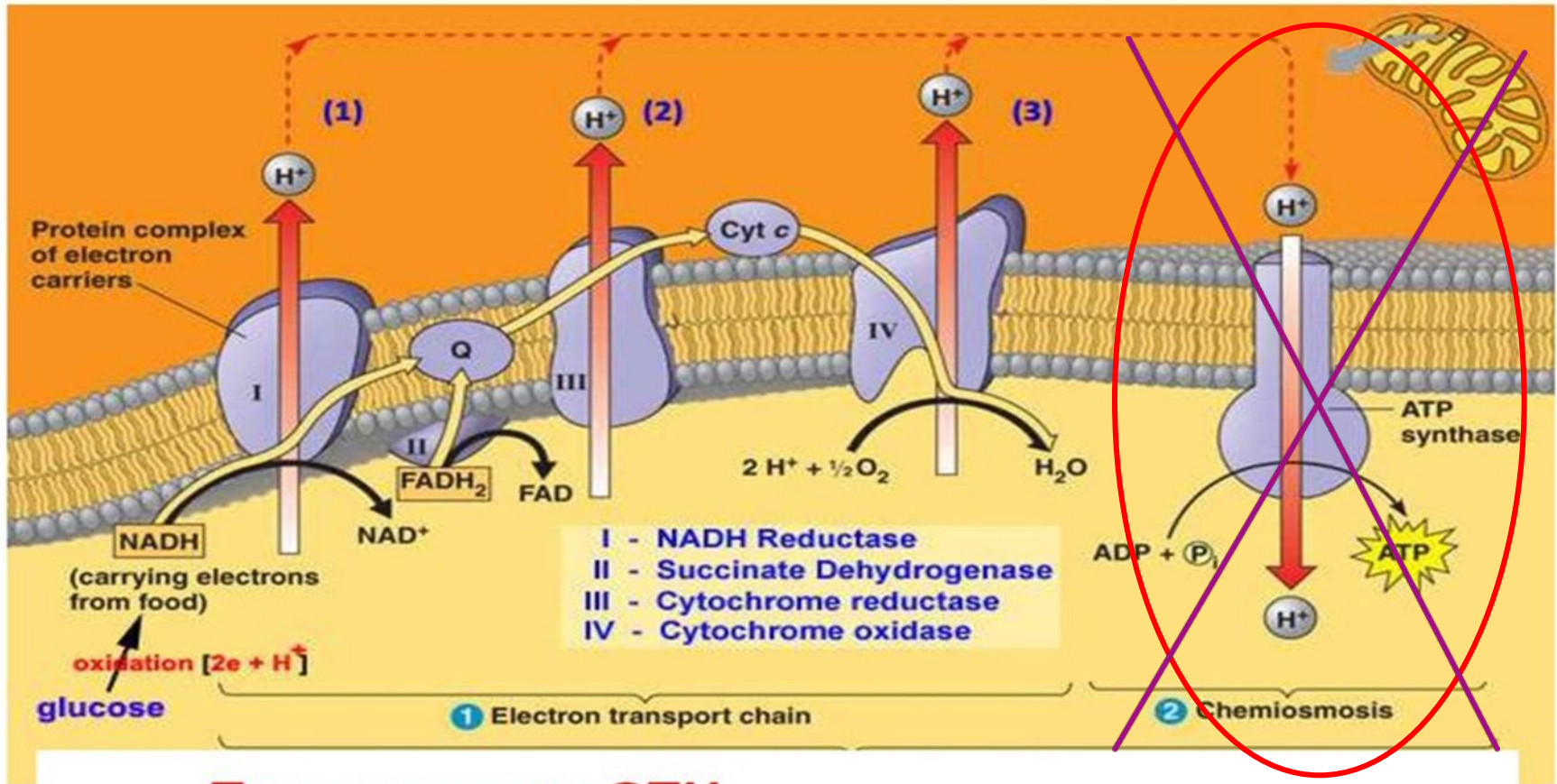
# РАССЕЯНИЕ ЭНЕРГИИ ДЫХАНИЯ ПРИ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИИ

- ▶ Почти вся энергия, извлекаемая при дыхании путем окисления субстратов кислородом, в конечном итоге превращается в тепло:
- ▶ Расщепляются синтезированные ранее вещества, нагревается кровь за счет ее трения о стенки кровеносных сосудов, образуется тепло при внутриклеточных движениях, сопряженных с расходом АТФ.

# МЕХАНИЗМ ОБРАЗОВАНИЯ ТЕПЛА ПРИ ХОЛОДОВОЙ ДРОЖИ:

- ▶ Сначала накапливается энергия в виде АТФ внутри митохондрий, затем транспортируется в цитозоль, там расщепляется до АДФ и фосфата, которые затем возвращаются обратно в митохондрии.
- ▶ При холодной адаптации животных дрожь постепенно исчезает, сменяясь другим способом образования тепла - дыхание по-прежнему активировано, а мышечных сокращений не происходит.

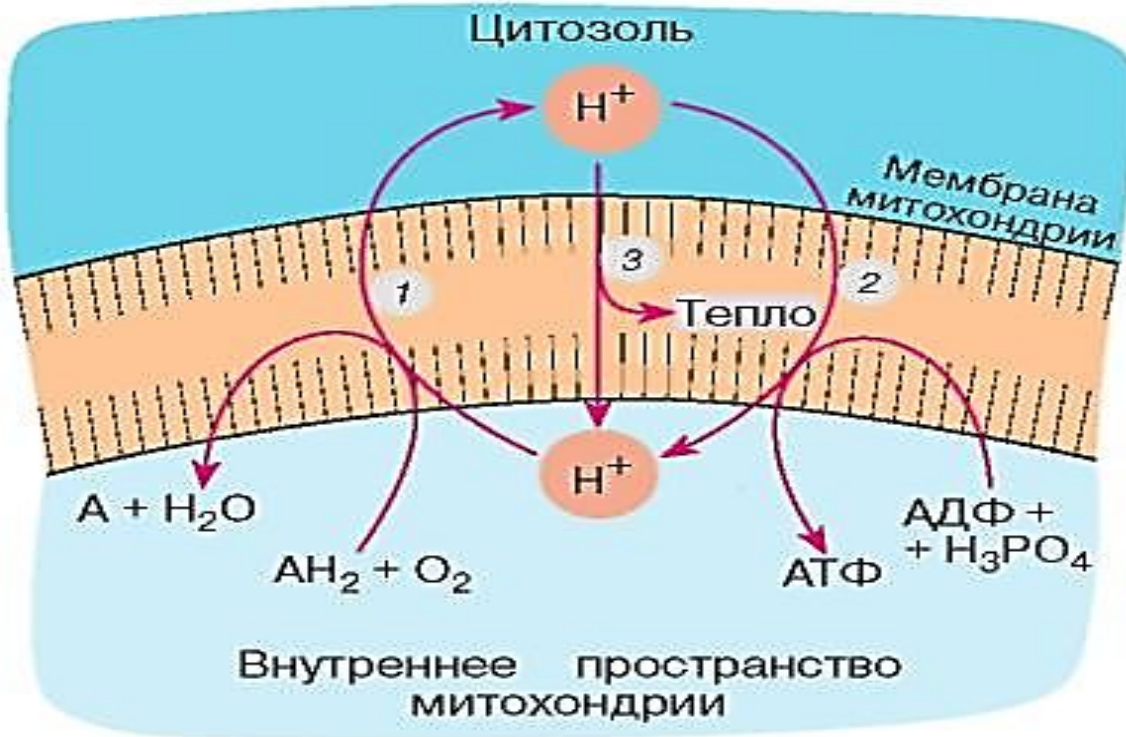
# Организация дыхательной цепи



## Переносчики ЭТЦ

1. Пиридиновые нуклеотиды (**НАДН<sub>2</sub>**, **НАДФН<sub>2</sub>**)
2. Флавиновые нуклеотиды (**ФМН**, **ФАД**)
3. Хиноны (**убихинон**)
4. Цитохромы (гемопротеиды): **в**, **с**, **а**

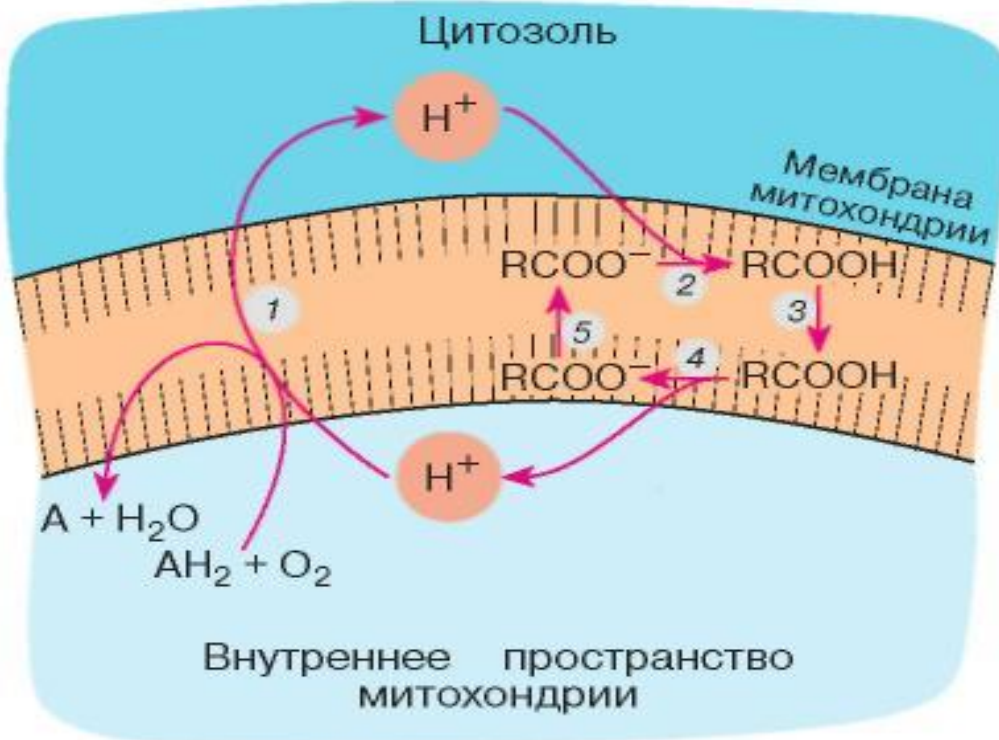




## Образование и использование протонного потенциала

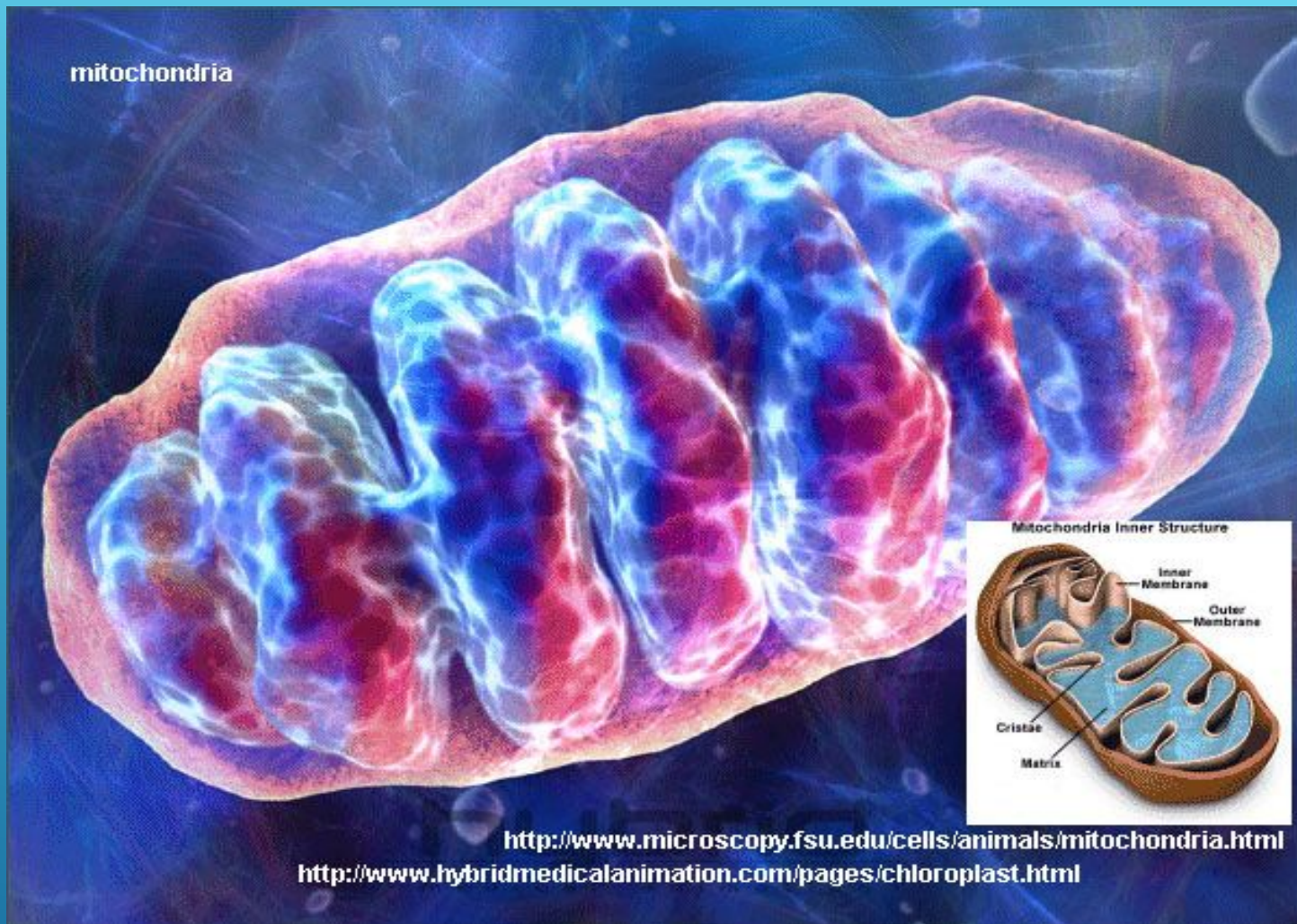
**Рис. 1.** Образование и использование протонного потенциала в митохондриях животных: 1 – откачка ионов  $H^+$  из внутреннего объема митохондрий наружу посредством ферментов дыхательной цепи сопряженно с окислением кислородом дыхательных субстратов ( $АН_2$ ) в продукты ( $A$ ); 2 – возвращение ионов  $H^+$  внутрь митохондрий посредством  $H^+$ -АТФ-синтазы сопряженно с синтезом АТФ из АДФ и фосфата; 3 – возвращение ионов  $H^+$  внутрь митохондрий с образованием тепла, минуя  $H^+$ -АТФ-синтазу

- ▶ Причина повышения протонной проводимости митохондриальной мембраны - резкое возрастание концентрации свободных жирных кислот (пальмитиновой и стеариновой, которые образуются при липолизе).
- ▶ Активация липазы – один из компонентов адаптации к холоду.
- ▶ **Жиры** – наиболее калорийный субстрат дыхания, а липолиз – первая стадия мобилизации жиров.
- ▶ Образующиеся в результате жирные кислоты оказываются не только “топливом”, но и регулятором – разобщителем дыхания и фосфорилирования



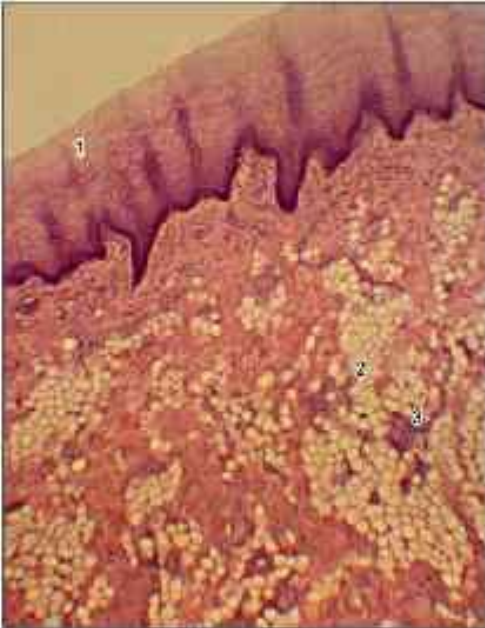
## МЕХАНИЗМ РАЗОБЦАЮЩЕГО ДЕЙСТВИЯ ЖИРНЫХ КИСЛОТ

**Рис. 2.** Перенос ионов  $H^+$  через мембрану митохондрий жирными кислотами: 1 – откачка ионов  $H^+$  дыхательной цепью; 2 – использование откачанных ионов  $H^+$  для протонирования аниона жирной кислоты ( $RCOO^-$ ); 3 – диффузия протонированной жирной кислоты ( $RCOOH$ ) к внутренней поверхности митохондрий; 4 – диссоциация  $RCOOH$  с образованием  $RCOO^-$  и иона  $H^+$  внутри митохондрии; 5 – перенос  $RCOO^-$  посредством АТФ/АДФ-антипортера или разобщающего белка к наружной поверхности митохондриальной мембраны



- ▶ Главная функция АТФ /АДФ-антипортера состоит в обмене аниона внешнего (цитозольного) АДФ на внутримитохондриальный анион АТФ, образованный  $H^+$ -АТФ-синтазой

## ЖИРОВАЯ ТКАНЬ



**БЕЛЫЙ ЖИР** - имеется в подкожной жировой клетчатке, сальниках, вокруг паренхиматозных и полых органов.

Весь объем клетки занимает одна большая жировая капля, ядро оттеснено к периферии.

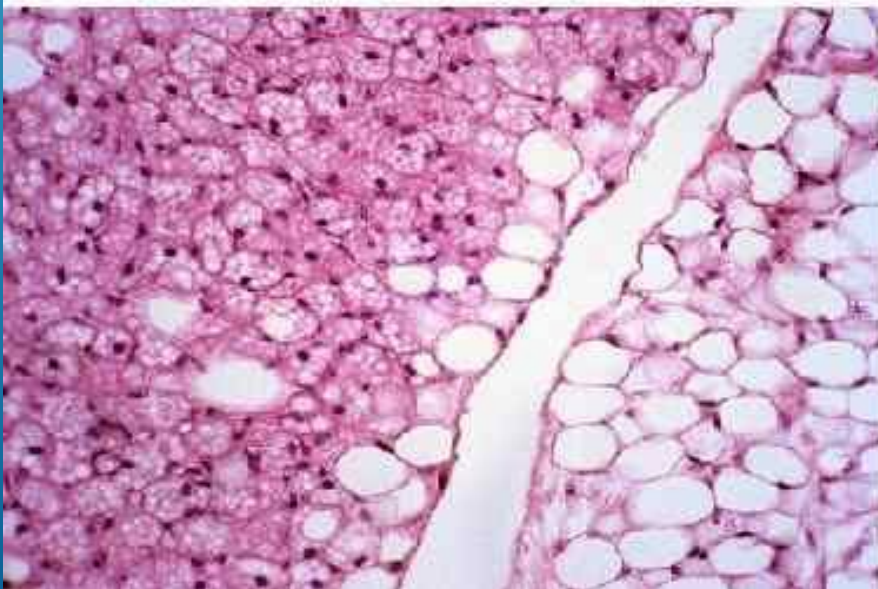
### **Функции белого жира**

- А) запас энергетического материала и воды;
- Б) механическая защита;
- В) участие в терморегуляции (теплоизоляция);
- Д) эндокринная: эстрогены.

**БУРЫЙ ЖИР** - у животных, впадающих в зимнюю спячку; у человека только в период новорожденности и в раннем детском возрасте.

Бурый адипоцит содержит много мелких жировых капель; ядро располагается в центре клетки, в цитоплазме много митохондрий.

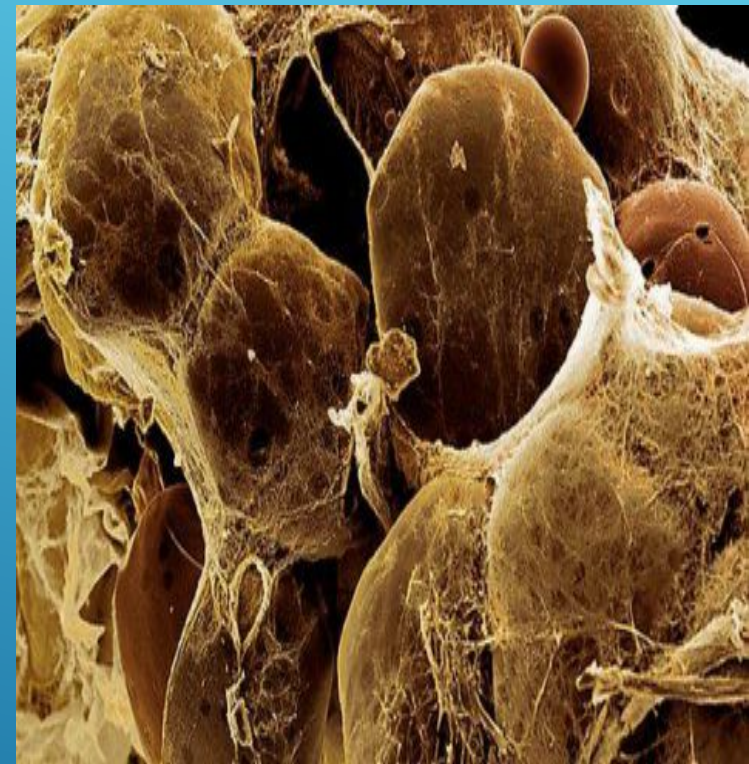
**Функции бурого жира:** участие в терморегуляции (обогревает рядом лежащие органы).



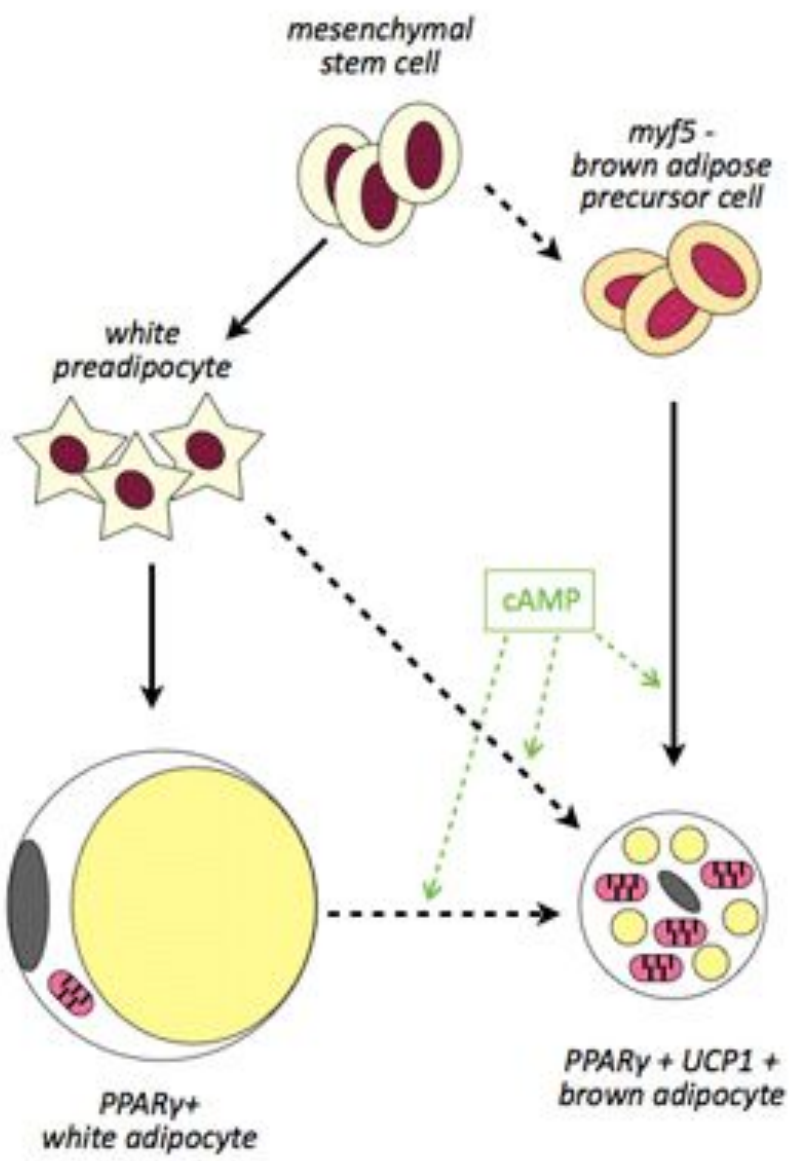
# БУРЫЙ ЖИР

Митохондрии бурого жира имеют большой избыток дыхательных ферментов по сравнению с  $H^+$ -АТФ-синтазой

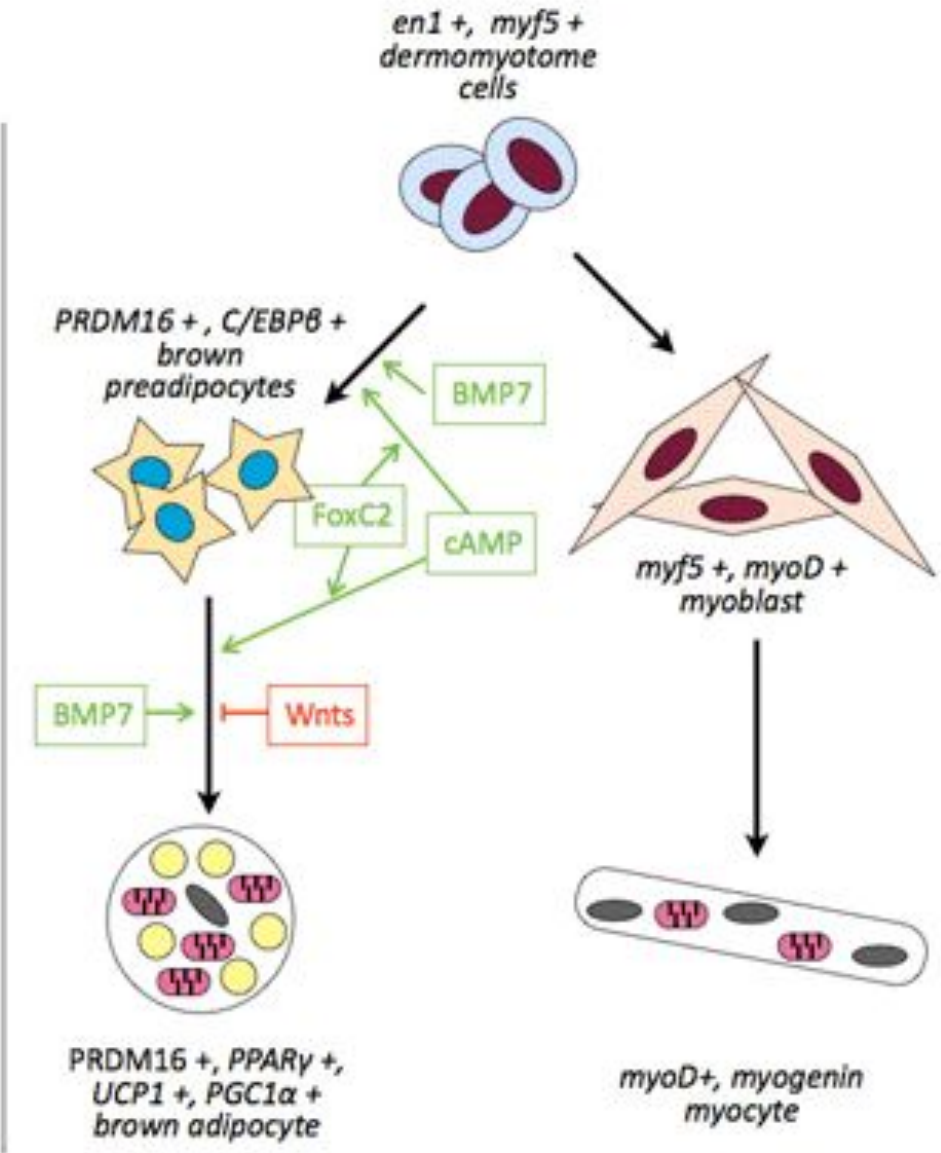
Около 10% всех белков митохондрий приходится на разобщающий белок (термогенин). По своей структуре он близок к АТФ/АДФ-антипортеру, отличаясь от него тем, что он неспособен к транспорту нуклеотидов, но может переносить анионы жирных кислот.

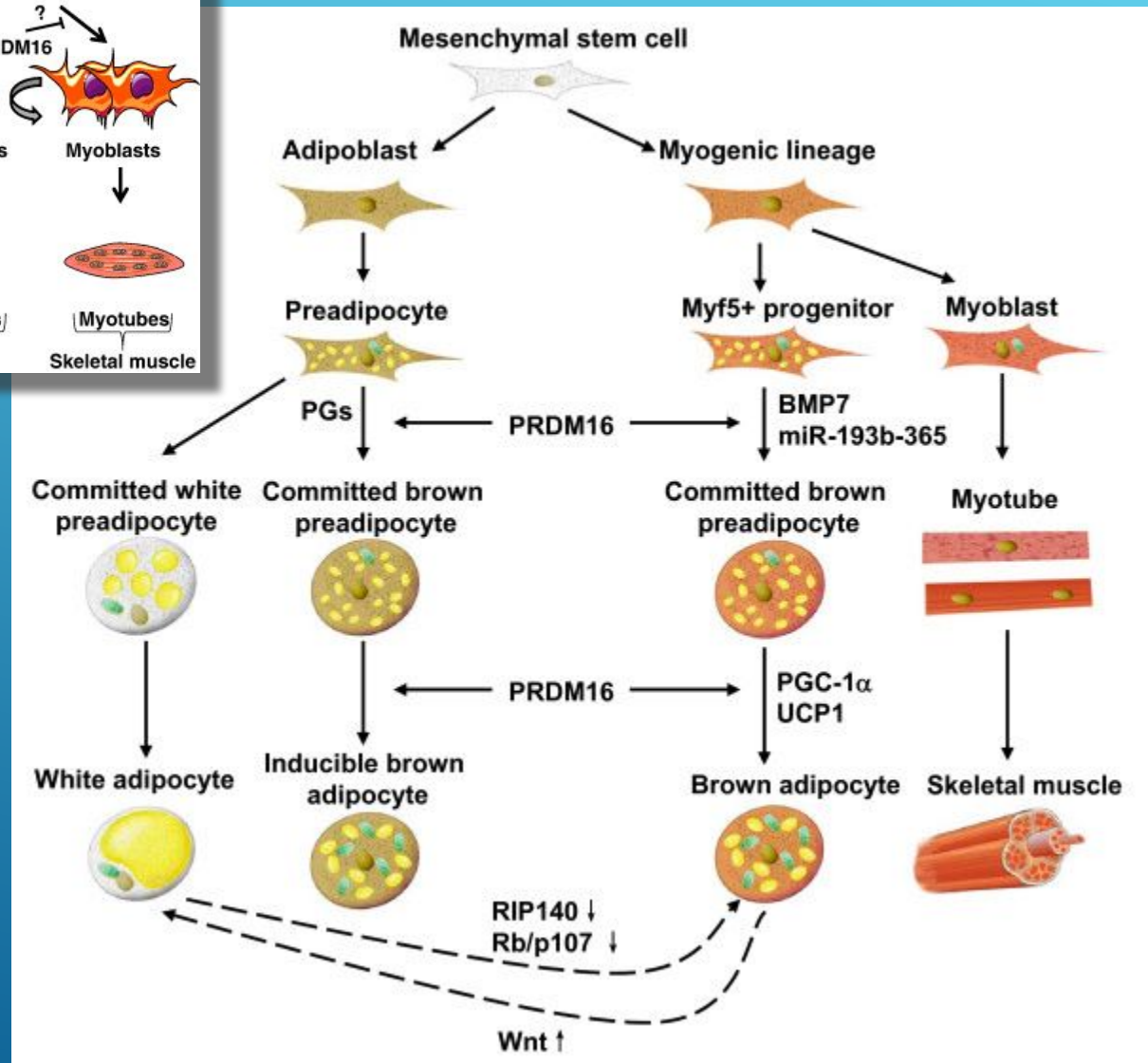
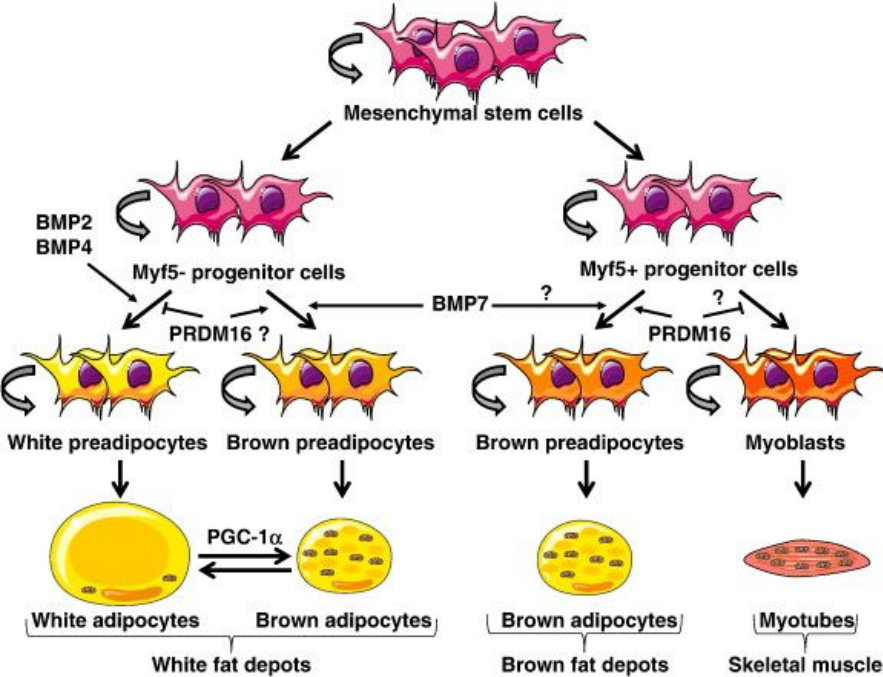


a) Brown fat transdifferentiation in typical white depots



b) Brown fat development in typical BAT depots







# ДВА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ СПОСОБА ВЫЗВАТЬ РАЗОБЩЕНИЕ ДЫХАНИЯ И ФОСФОРИЛИРОВАНИЯ В БУРОМ ЖИРЕ:



- ▶ Один из них специфичен для спящих зимой животных (Разогрев сопровождается разобшением дыхания и фосфорилирования под действием жирных кислот)
- ▶ Активация разобщающего белка у животных, потребляющих избыток пищи, (у крыс на “ресторанной диете”), избыток пищи, сжигается в разобщенных митохондриях бурого жира без всякого накопления энергии

# ТЕРМОРЕГУЛЯТОРНОЕ РАЗОБЩЕНИЕ У РАСТЕНИЙ



в 1788 году Ж.Б. Ламарк - в холодную погоду цветы некоторых лилейных на ощупь кажутся гораздо теплее, чем стебли и листья

разогрев, необходимый для испарения эфирных масел, достигается за счет ускорения дыхания, обусловленного его разобщением от фосфорилирования.

Параллельно идет активация исходно несопряженной дыхательной цепи.

# ВОСТОЧНАЯ КАПУСТА



▶ В результате скорость дыхания возрастает до 100 раз, а градиент температуры между цветком и воздухом может составлять  $35^{\circ}\text{C}$  ( $+15^{\circ}\text{C}$  в цветке при  $-20^{\circ}\text{C}$  в воздухе), как это было описано у растения под названием “восточная капуста”.



# ДЫХАНИЕ КАК МЕХАНИЗМ ОБРАЗОВАНИЯ ПОЛЕЗНЫХ СОЕДИНЕНИЙ

## ФУНКЦИИ ДЫХАНИЯ, ИГРАЮЩИЕ РОЛЬ В ПРЕВРАЩЕНИИ ВЕЩЕСТВ:

- ▶ Образование (синтез) соединений (стероидных гормонов в коре надпочечника) Исходный субстрат синтеза – **холестерин**
- ▶ часть реакций происходит в митохондриях, а часть – в эндоплазматической сети
- ▶ реакции введения кислорода в холестериновый остов катализируются специальными ферментами оксигеназами, так называемыми **цитохромами P450**
- ▶ Перенос электронов по цепи, завершающейся цитохромом P450, не сопряжен с запасанием энергии

# ДЫХАНИЕ КАК МЕХАНИЗМ УБОРКИ ВРЕДНЫХ ВЕЩЕСТВ

- ▶ детоксикация ксенобиотиков в печени цитохромом P450
- ▶ дыхание участвует также в уборке молочной кислоты
- ▶ Потребление кислорода дыхательными ферментами снижает количество кислорода в митохондриях и клетке в целом, предотвращая действие кислорода как неспецифического окислителя многих клеточных компонентов

## ФАЗЫ ДЕТОКСИКАЦИИ

Изоформы цитохрома P-450 и b5  
(печень, кишечник, надпочечники,  
половые железы, кожа, почки)



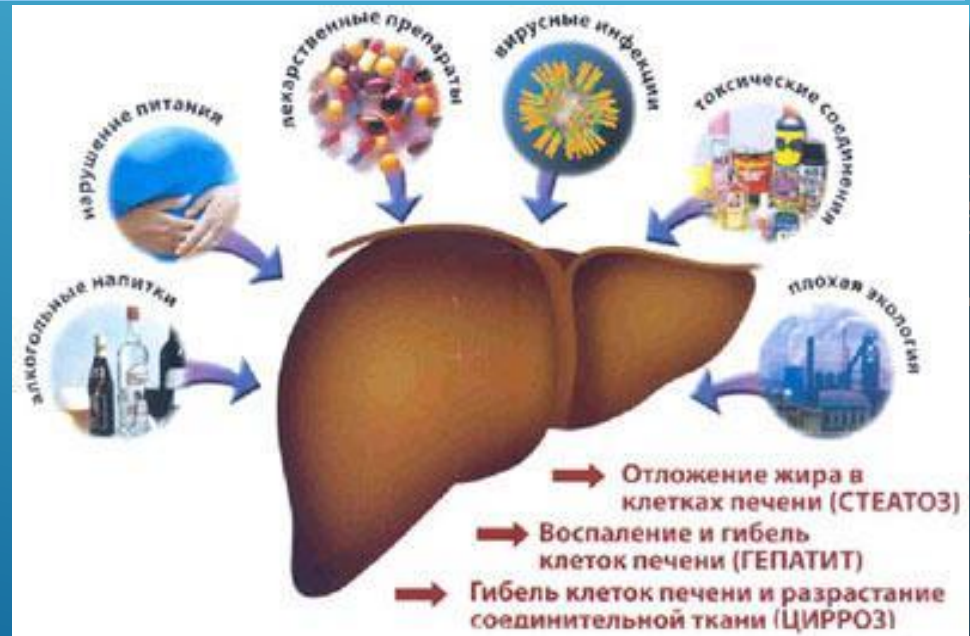
I ФАЗА

Детоксикация и биотрансформация  
ксенобиотиков, канцерогенов, лекарств  
в печени, кишечнике, легких



II ФАЗА

Ферменты конъюгации  
(глутатион-S-трансфераза,  
УДФ-глюкуронилтрансфераза и др.)



## ▶ ДЫХАНИЕ КАК МЕХАНИЗМ УБОРКИ ВРЕДНЫХ ВЕЩЕСТВ (особенности)

- ▶ У дрожжей описан специальный фермент – **цитохром  $b_2$** , переносящий электроны с **молочной кислоты на цитохром  $c$** . Он локализован в межмембранном пространстве митохондрий и также шунтирует первые два пункта энергетического сопряжения.
- ▶ бактерия, называемаяся “**азотобактер**”, содержит **нитрогеназу** – фермент, восстанавливающий молекулярный азот в аммиак. Эффективность этой оксидазы вдвое ниже, чем цитохрома  $o$ , аналога цитохрома  $aa_3$ , поэтому при снижении уровня кислорода до безопасно малых его концентраций путь через цитохром  $bd$  просто выключается. Путь через цитохром  $bd$  получил название **дыхательной защиты**
- ▶ Нечто похожее существует в митохондриях растений, они содержат большие количества одного из антиоксидантов – **аскорбиновой кислоты**. Что же касается митохондрий, то здесь важную роль играет особая дыхательная цепь, состоящая из несопряженных NADH-КоQ-редуктазы и КоQ-оксидазы. В отличие от цепи дыхательной защиты у азотобактера эта цепь вовсе **не запасает энергии**.

# ДЫХАНИЕ КАК МЕХАНИЗМ, УСКОРЯЮЩИЙ ЭВОЛЮЦИЮ

- ▶ Окисление ДНК активными формами кислорода - **важнейший инструмент природного мутагенеза**. Возможно, существует специальный механизм генерации супероксида, обеспечивающий оптимальный уровень мутагенеза.
- ▶ окислительный мутагенез обусловлен супероксидом, который возникает при спонтанных химических реакциях окисления семихинонов и других одноэлектронных восстановителей кислорода .
- ▶ Может быть существует специальный ферментативный механизм дестабилизации генома, вероятно, выключение этого механизма могло бы стабилизировать жизнедеятельность организма, а стало быть, замедлить его старение и продлить жизнь.



Вопросы к семинарам			Фамилии	
			1 группа	2 группа
1 семинар	1	Цикл энергозависимых превращений в клетке		
	2	трансформация энергии, виды трансформации энергии		
	3	Свободная энергия		
	4	Дыхание		
	5	Энергетика процессов гидролиза		
	6	Энергетический метаболизм бактерий		
	7	Рассеяние энергии при терморегуляции		
	8	Биологическое окисление (причины, повреждающие факторы).		
2 семинар	1	Биомембраны (Митохондрия Хлоропласт)		
	2	Окислительное фосфорилирование		
	3	Разобщители и ингибиторы субстратного и окислительного фосфорилирования		
	4	Протонный и Na потенциалы		
	5	Особенности терморегуляторного разобщения у растений и животных		
	6			
3 семинар	1	Происхождение митохондрий		
	2	Структура митохондрий Митохондриальные белки, ДНК		
	3	Функции митохондрий и энергообразование		
	4	Строение Na / K-АТФаза		
	5	Состав и строение H <sup>+</sup> АТФ-синтазного комплекса митохондрий		
	6	Фактор сопряжения, его строение и функции H <sup>+</sup> АТФ-синтазного комплекса		
	7	Функциональные состояния митохондрий (по Чансу).		
	8	Хемиосмотическая теория Митчелла		
	9	Митохондрии и наследственность		

# ВОПРОСЫ 4 СЕМИНАРА:

- ▶ Биологическое окисление (причины, повреждающие факторы).
- ▶ Свободная энергия
- ▶ Энергетический метаболизм бактерий
- ▶ Строение NADH-дегидрогеназы
- ▶ Сукцинат-КоQ-редуктаза – особенности строения и функции
- ▶ Цитохромы аа3
- ▶ Особенности дыхательной цепи у простейших – бактерии и дрожжи
- ▶ Цитохром P 450
- ▶ Цитохром с-оксидаза
- ▶ Дыхательная цепь
- ▶ Сопряженные реакции