

**Министерство сельского хозяйства Российской Федерации**  
**Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение**  
**высшего профессионального образования**  
**«Саратовский государственный аграрный университет**  
**имени Н. И. Вавилова»**

# **Обмен веществ и энергии в ЖИВЫХ СИСТЕМАХ**

**краткий курс лекций**

Направление подготовки  
**06.06.01 Биологические науки**

Профиль подготовки  
**Биохимия**

**Саратов 2014**

УДК 577.1  
ББК 28.072  
Д73

348 **Обмен веществ и энергии в живых системах:** краткий курс лекций для аспирантов направления подготовки 06.06.01 Биологические науки (профиль подготовки – Биохимия) / Сост.: Б.И.Древко, П.В. Смутнев //ФГБОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов, 2014. – 64 с.

Краткий курс лекций по дисциплине «Обмен веществ и энергии в живых системах» составлен в соответствии с рабочей программой дисциплины и предназначен для аспирантов направления подготовки 06.06.01 Биологические науки (профиль подготовки – Биохимия). Краткий курс лекций содержит теоретический материал по основным вопросам обмена веществ и энергии в живых системах. Направлен на формирование у аспирантов знаний об основных биохимических законах и их использовании их в профессиональной деятельности.

УДК 577.1  
ББК 28.072

©Древко Б.И. 2014  
©Смутнев П.В., 2014  
© ФГБОУ ВПО «Саратовский ГАУ», 2014

## **Введение**

Целью освоения дисциплины «Обмен веществ и энергии в живых системах» является формирование у аспирантов навыков химических методов исследования обмена веществ и энергии в живых системах.

Краткий курс лекций по дисциплине «Обмен веществ и энергии в живых системах» содержит характеристику биохимических процессов в организме. Курс нацелен на формирование ключевых компетенций дисциплины, грамотный подбор условий и химических компонентов для решения профессиональных задач, использование навыков основных законов естественнонаучных дисциплин для теоретических и экспериментальных исследований в биохимии.

## Лекция 1 МЕТАБОЛИЧЕСКИЕ ЦЕПИ, СЕТИ И ЦИКЛЫ

### 1.1. Общая характеристика обмена веществ. Анаболизм и катаболизм

Живые организмы находятся в постоянной и неразрывной связи с окружающей средой. Эта связь осуществляется в процессе обмена веществ. Обмен веществ включает 3 этапа: поступление веществ в организм, метаболизм и выделение конечных продуктов из организма. Поступление веществ в организм происходит в результате дыхания (кислород) и питания. В ЖКТ продукты питания перевариваются в процессе гидролиза полимеров до мономеров, которые всасываются в кровь и включаются в промежуточный обмен.

**Промежуточный обмен** (*внутриклеточный метаболизм*) - это совокупность химических реакций, протекающих в живых клетках и обеспечивающих организм веществами и энергией для его жизнедеятельности, роста и размножения. Включает 2 типа реакций: катаболизм и анаболизм.

- **Катаболизм** – процесс расщепления сложных органических макромолекул (белки, жиры, углеводы) до простых конечных продуктов ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  и мочевины). Распад сопровождается выделением свободной энергии (т.е. экзергонические реакции).

- **Анаболизм** – это биосинтез из малых молекул (аминокислот, моносахаридов, глицерина, азотистых оснований, жирных кислот) сложных макромолекул. Биосинтез связан с увеличением размеров молекул и усложнением их структуры, поэтому требует затрат энергии, которая освобождается при катаболизме (т.е. эндергонические реакции).

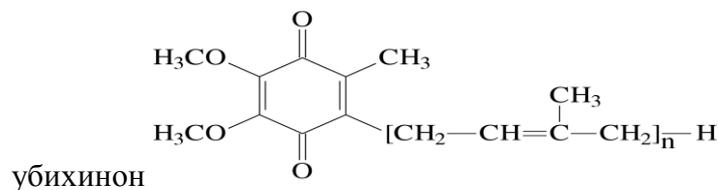
Катаболизм и анаболизм протекают в клетке одновременно и тесно связаны между собой.

Кормление – это составная часть обмена веществ, поскольку основным источником энергии для живых организмов является энергия, запасенная в химических связях компонентов пищи.

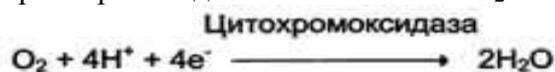
Проявления жизнедеятельности и синтез веществ, входящих в состав тела, обеспечиваются за счет химической энергии, освобождающейся при распаде (окислении) сложных органических веществ. В связи с этим, растения, не использующие для своей жизнедеятельности вещества органической природы, называются *аутотрофными организмами*, животные являются *гетеротрофными*. Микроорганизмы бывают как аутотрофы, так и гетеротрофы и для них характерным признаком считается наличие специфических химических веществ и реакций, не встречающихся в клетках животных и растений.

### 1.2. Организация и функционирование дыхательной цепи

В процессе ферментативного окисления метаболитов специфическими дегидрогеназами освобождается энергия. Электроны, обладающие высоким энергетическим потенциалом, передаются от восстановленных коферментов НАДН и ФАДН<sub>2</sub> к кислороду через цепь *переносчиков*, локализованных во внутренней мембране митохондрий (убихинон или коэнзим Q; сложные белки, в состав которых входят небелковые компоненты: ФМН, Fe в составе железо-серных белков и порфириновых колец, ионы Cu).



Каждый переносчик способен присоединять электроны от предыдущего компонента и передавать следующему. Так возникает цепь окислительно-восстановительных реакций, в результате которых происходят восстановление  $O_2$  и синтез  $H_2O$ .

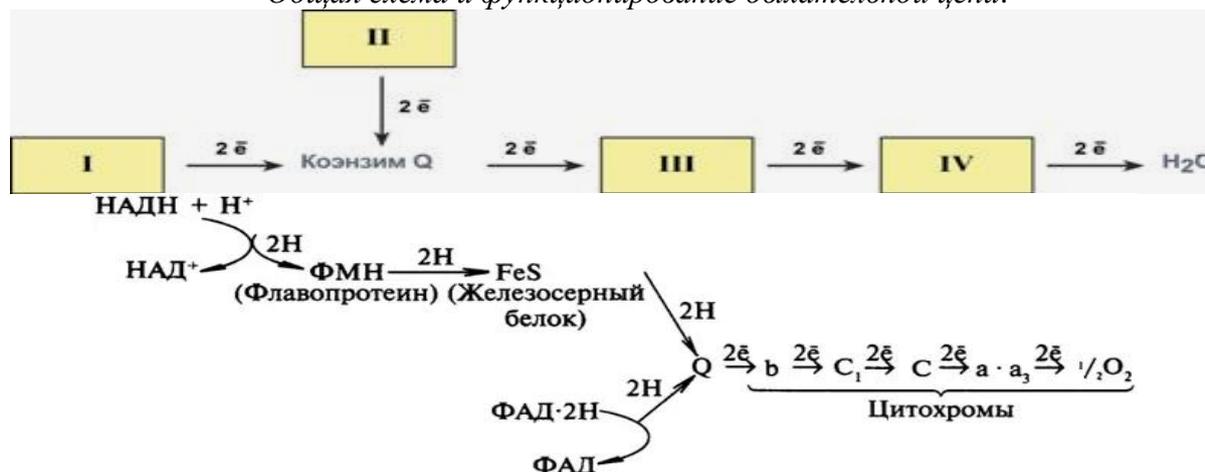


Окисление органических веществ в клетках, сопровождающееся потреблением кислорода и синтезом воды, называют **тканевым дыханием**, а цепь переноса электронов (ЦПЭ) - **дыхательной цепью**.

Электроны, поступающие в ЦПЭ, по мере их продвижения от одного переносчика к другому теряют свободную энергию. Значительная часть этой энергии запасается в форме АТФ, а часть энергии рассеивается в виде тепла. Кроме того, электроны с высоким энергетическим потенциалом, возникающие при окислении различных субстратов, могут быть использованы в реакциях биосинтеза.

Цитохромы (гемопротеины) присутствуют во всех типах организмов. Известно около 30 различных цитохромов. Все цитохромы в качестве простетической группы содержат гем. В зависимости от способности поглощать свет в определённой части спектра цитохромы делят на группы a, b, c. Внутри каждой группы отдельные виды с уникальными спектральными свойствами обозначают цифровыми индексами ( $b, b_1, b_2$ ). Структурные особенности разных видов цитохромов определяют различие в их окислительно-восстановительных потенциалах. В дыхательной цепи участвуют 5 типов цитохромов ( $a, a_3, b, c, c_1$ ). За исключением цитохрома c, все цитохромы находятся во внутренней мембране митохондрий в виде сложных белковых комплексов.

Общая схема и функционирование дыхательной цепи:



**I комплекс:** имеет название НАДН-КоQ-оксидоредуктаза или НАДН-дегидрогеназа. Содержит ФМН, 22 белковых молекулы, из них 5 железосерных белков.

**Функция:** принимает электроны от НАДН и передает их на коэнзим Q; переносит 4 иона  $H^+$  на наружную поверхность внутренней митохондриальной мембраны.

**2 комплекс.** ФАД-зависимые дегидрогеназы. Данный комплекс выделяют условно. Включает ферменты: ацил-SКоА-дегидрогеназу, сукцинатдегидрогеназу, митохондриальную глицерол-3-фосфат-дегидрогеназу. *Функция:* восстановление ФАД в окислительно-восстановительных реакциях; обеспечение передачи электронов от ФАДН<sub>2</sub> на железосерные белки внутренней мембраны митохондрий; далее эти электроны попадают на коэнзим Q.

**3 комплекс.** КоQ-цитохром-с-оксидоредуктаза: включает цитохромы b и c<sub>1</sub>, 2 железо-серных белка. *Функция:* принимает электроны от коэнзима Q и передает их на цитохром c; переносит 2 иона Н<sup>+</sup> на наружную поверхность мембраны.

**4 комплекс.** Цитохром-с-кислород-оксидоредуктаза (цитохромоксидаза): находятся цитохромы a и a<sub>3</sub>, содержит 6 полипептидных цепей, имеется 2 иона меди. Комплекс цитохромов a-a<sub>3</sub> непосредственно реагирует с молекулярным кислородом.

*Функция:* принимает электроны от цитохрома c и передает их на кислород с образованием воды; переносит 4 иона Н<sup>+</sup> на поверхность мембраны.

**5 комплекс** – это фермент АТФ-синтаза, состоящий из множества белковых цепей, подразделенных на две большие группы: одна группа формирует субъединицу F<sub>0</sub> (олигомицин-чувствительная) – ее функция каналобразующая, по ней выкачанные наружу протоны водорода устремляются в матрикс. Другая группа образует субъединицу F<sub>1</sub> – ее функция каталитическая, именно она, используя энергию протонов, синтезирует АТФ. Упрощенно считают, что для синтеза 1 молекулы АТФ необходимо прохождение приблизительно 3-х протонов Н<sup>+</sup>.

### 1.3. Механизм сопряжения окисления с фосфорилированием

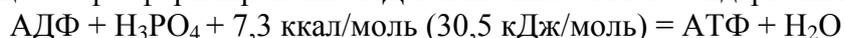
Транспорт электронов по ЦПЭ к кислороду сопровождается снижением свободной энергии. Снижение свободной энергии происходит на каждом этапе ЦПЭ, и энергия электронов выделяется порциями.

Вместе с тем в дыхательной цепи можно выделить 3 участка, в которых перенос электронов сопровождается относительно большим снижением свободной энергии. Эти этапы способны обеспечить энергией синтез АТФ, так как количество выделяющейся свободной энергии приблизительно равно энергии, необходимой для синтеза АТФ из АДФ и фосфата. Экспериментально было подтверждено, что процесс переноса электронов по ЦПЭ и синтез АТФ энергетически сопряжены.

Первый процесс - перенос электронов от восстановленных коферментов НАДН и ФАДН<sub>2</sub> через ЦПЭ на кислород - экзергонический. Например:



Второй процесс - фосфорилирование АДФ или синтез АТФ - эндергонический:



Синтез АТФ из АДФ и H<sub>3</sub>PO<sub>4</sub> за счёт энергии переноса электронов по ЦПЭ называют **окислительным фосфорилированием**.

Окисление молекулы НАДН в ЦПЭ сопровождается образованием 3 молекул АТФ; электроны от ФАД-зависимых дегидрогеназ поступают в ЦПЭ на КоQ, минуя первый пункт сопряжения. Поэтому образуются только 2 молекулы АТФ. Отношение количества фосфорной кислоты (P), использованной на фосфорилирование АДФ, к атому кислорода (O), поглощённого в процессе дыхания, называют коэффициентом окислительного фосфорилирования и обозначают P/O. Следовательно, для НАДН P/O = 3, для сукцината (или флавопротеида) P/O = 2. Эти величины отражают теоретический максимум синтеза АТФ, фактически эта величина меньше.

## Вопросы для самоконтроля

1. Общая характеристика обмена веществ. Анаболизм и катаболизм
2. Организация и функционирование дыхательной цепи
3. Механизм сопряжения окисления с фосфорилированием

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

### Основная

1. Биологическая химия [Электронный ресурс]: учебник / А.Д. Таганович [и др.]. – Минск: Вышэйшая школа, 2013. – 672 с. – ISBN 978-985-06-2321-8 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
2. Димитриев, А.Д. Биохимия: учебное пособие / А.Д. Димитриев, Е.Д. Амбросьева. – М.: Дашков и К, 2013. – 168 с. – ISBN 978-5-394-01790-2 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
3. Жимулёв, И.Ф. Общая и молекулярная генетика [Электронный ресурс]: учебное пособие для вузов; доп. УМО / И.Ф. Жимулёв. – Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. – 479 с. – ISBN 978-5-379-00375-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
4. Пинчук, Л.Г. Биохимия: учебное пособие / Л.Г. Пинчук, Е.П. Зинкевич, С.Б. Гридина; гриф УМО. – Кемерово: Кемеровский технологический институт пищевой промышленности, 2011. – 364 с. – ISBN 978-5-89289-680-1 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
5. Плакунов, В.К. Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В.К. Плакунов, Ю.А. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. – ISBN 978-5-98704-493-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
6. Филиппович, Ю.Б. Биологическая химия: учебное пособие / Ю.Б. Филиппович, Н.И. Ковалевская, Г.А. Севастьянова. – М.: Академия, 2008. – 256 с. – ISBN 978-5-7695-4774-4
7. Щербаков, В.Г. Биохимия: учебник / В.Г. Щербаков, В.Г. Лобанов, Т.Н. Прудникова. – 3-е изд., испр. и доп. – СПб.: ГИОРД, 2009. – 472 с. – ISBN 5-98879-008-9

### Дополнительная

1. Березов, Т.Т. Биологическая химия /Т.Т. Березов, Б.Ф. Коровкин. – М.: Медицина, 2002. – 704 с. – ISBN 5-225-02709-1
2. Биологическая безопасность. Термины и определения / Под ред. Г.Г.Онищенко, В.В. Кутырева. – М.: Медицина, 2011. – 151 с. – ISBN 5-225-03558-2
3. Кнорре, Д.Г. Биологическая химия : учебник./Д.Г. Кнорре, С.Д. Мызина – М. : Высшая школа, 2002. – 479 с. – ISBN 5-06-003720-7
4. [Комов, В.П.](#) Биохимия: учебник / В.П. Шведова В.Н. Комов. – М. : Дрофа, 2004. – 640 с. – ISBN 5-7107-5613-X
5. Николаев, А.Я. Биологическая химия: учебник / А.Я. Николаев – М. : Высшая школа, 1998. – 496 с. – ISBN 5-89481-027-2
6. Овчинников, Ю.А. Биоорганическая химия / Ю.А.Овчинников – М. : Просвещение, 1987. – 815 с.
7. Осипова, О.В. Биоорганическая химия : Конспект лекций / О.В. Осипова, А.В. Шустов. – М. : Эксмо, 2007. – 192 с. – ISBN 978-5-699-21544-7
8. Строев, Е.А. Биологическая химия : учебник / Е.А.Строев – М. : Высшая школа, 1989. – 479 с.
9. Тюкавкина, Н.А. Биоорганическая химия : учебник / Н.А. Тюкавкина, Ю.И. Бауков, С.Э. Зурабян. – М. : Дрофа, 2010. – 416 с. – ISBN 978-5-9704-2102-4

## Лекция 2 ФЕРМЕНТАТИВНЫЙ КАТАЛИЗ, БЕЛКИ-ФЕРМЕНТЫ.

### 2.1 Общая характеристика ферментов

Биохимические реакции, протекающие в живой клетке, требуют участие биокатализаторов – **ферментов** (*энзимы*). Слово "фермент" происходит от лат. *fermentium* - закваска, а "энзим" - от греч. *en* - в, внутри. Это вещества сложного строения, белковой структуры. Вещества, которые ферменты подвергают химическому превращению, называются **субстратами**. Большинство ферментов обладает четвертичной структурой. Молекулярная масса ферментов: 12тыс.–1млн. Дальтон. Размеры ферментов значительно превышают размеры субстратов.

Если небелковая часть фермента состоит из неорганических веществ (ионы металлов) ее называют **кофактором**. Если состоит из сложных органических веществ (водорастворимые витамины) и обуславливает активность фермента, эту часть называют **коферментом** (*коэнзимом*). Белковую часть в ферменте называют **апоферментом** (*апоэнзимом*). Весь каталитически активный фермент вместе с небелковой частью называется **холоферментом**.

Установлено, что коэнзим определяет *региоселективность* биохимических процессов по типам реакций, а апоэнзим отвечает за формирование субстратной *специфичности*.

Успешное функционирование некоторых ферментов требует присутствия в организме микродоз некоторых металлов (Mg, Zn, Mo, Cu), которые являются *активаторами* ферментов. Коферменты и ионы металлов – термостабильны, а белковая часть – термолабильна.

### 2.2. Структура и механизм действия ферментов

В трехмерной структуре фермента различают несколько функциональных участков. Сочетание функциональных групп определенных аминокислотных остатков, необходимых для осуществления ферментативной реакции, получило название **активного центра фермента**. В нем содержится *контактный* участок, обеспечивающий связывание субстрата ферментом, и *каталитический* центр, принимающий непосредственное участие в осуществлении ферментативной реакции.

Функциональные группы субстратов, участвующие в реакции, аминокислотные остатки и функциональные группы активного центра вследствие наличия вторичной и третичной структуры белка, т.е. изогнутости и скручивания цепи в пространстве, расположены близко друг к другу. Это свойство активного центра называют эффектом *сближения* и *ориентации* реагентов. Такое упорядоченное расположение субстратов вызывает уменьшение энтропии и, как следствие, снижение энергии активации ( $E_a$ ), что определяет каталитическую эффективность ферментов.

В участке связывания субстрат взаимодействует с ферментом, формируя фермент-субстратный комплекс. В каталитическом участке субстрат претерпевает химическое превращение в продукт, который затем высвобождается из активного центра фермента. Схематично процесс катализа можно представить уравнением:

$E + S \leftrightarrow ES \leftrightarrow EP \leftrightarrow E + P$ , где E - энзим, S - субстрат, P - продукт. Данные обозначения общеприняты и происходят от английских слов *enzyme*, *substrat*, *product*.

Некоторые ферменты имеют *аллостерический* или *регуляторный центр*. Такие ферменты имеют четвертичную структуру и катализируют важнейшие участки метаболизма. Аллостерический центр удален от активного центра и находится в другом месте молекулы фермента (с греч. *allos* - другой, *stereos* – место). К нему присоединяются вещества, регулирующие активность фермента. Эти вещества называются *аллостерическими эффекторами* или *модуляторами*. Эффекторы, увеличивающие активность фермента и соответственно, ускоряющие скорость реакции называются *активаторами*, а уменьшающие активность и замедляющие скорость реакции – *ингибиторами*. Ингибиторы бывают *необратимые* и *обратимые*. По механизму действия они делятся на *конкурентные обратимые ингибиторы* и *неконкурентные*.

### 2.3. Свойства энзимов

Ферменты - белковые молекулы, они обладают всеми свойствами, характерными для белков, но имеют особенности строения, характеризующие их как катализаторы.

*Основные свойства ферментов как биологических катализаторов:*

**1. Специфичность** определяет биологическую значимость ферментов. В зависимости от строения активного центра фермента различают:

**А) Субстратная специфичность**, которая бывает:

- *Абсолютная субстратная специфичность* – активный центр фермента комплементарен только одному субстрату.
- *Групповая субстратная специфичность* - многие ферменты катализируют однотипные реакции и взаимодействуют с субстратами, имеющими общие структурные особенности.
- *Стереоспецифичность*. При наличии у субстрата нескольких стереоизомеров фермент проявляет абсолютную специфичность к одному из них.

**Б) Каталитическая специфичность.** Фермент катализирует превращение присоединённого субстрата по одному из возможных путей его превращения. Это свойство обеспечивается строением каталитического участка активного центра фермента и еще называется специфичностью пути превращения субстрата.

**2. Активность ферментов.** Ее мерой является скорость реакции и зависит от многих факторов: рН среды, температуры, концентрации субстрата (ненасыщенная), и количества фермента: чем больше концентрация фермента в клетке, тем выше скорость реакции.

### Вопросы для самоконтроля

1. Общая характеристика ферментов
2. Структура и механизм действия ферментов
3. Свойства энзимов

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### Основная

1. Биологическая химия [Электронный ресурс]: учебник / А.Д. Таганович [и др.]. – Минск: Вышэйшая школа, 2013. – 672 с. – ISBN 978-985-06-2321-8 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
2. Димитриев, А.Д. Биохимия: учебное пособие / А.Д. Димитриев, Е.Д. Амбросьева. – М.: Дашков и К, 2013. – 168 с. – ISBN 978-5-394-01790-2 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
3. Жимулёв, И.Ф. Общая и молекулярная генетика [Электронный ресурс]: учебное пособие

для вузов; доп. УМО / И.Ф. Жимулёв. – Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. – 479 с. – ISBN 978-5-379-00375-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks

4. Пинчук, Л.Г. Биохимия: учебное пособие/ Л.Г. Пинчук, Е.П. Зинкевич, С.Б. Гридина; гриф УМО. – Кемерово: Кемеровский технологический институт пищевой промышленности, 2011. – 364 с. – ISBN 978-5-89289-680-1 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks

5. Плакунов, В.К. Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В.К. Плакунов, Ю.А. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. – ISBN 978-5-98704-493-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks

6. Филиппович, Ю.Б. Биологическая химия: учебное пособие / Ю.Б. Филиппович, Н.И. Ковалевская, Г.А. Севастьянова. – М.: Академия, 2008. – 256 с. – ISBN 978-5-7695-4774-4

7. Щербаков, В.Г. Биохимия: учебник / В.Г. Щербаков, В.Г. Лобанов, Т.Н. Прудникова. – 3-е изд., испр. и доп. – СПб.: ГИОРД, 2009. – 472 с. – ISBN 5-98879-008-9

#### *Дополнительная*

1. Березов, Т.Т. Биологическая химия /Т.Т. Березов, Б.Ф. Коровкин. – М.: Медицина, 2002. – 704 с. – ISBN 5-225-02709-1

2. Биологическая безопасность. Термины и определения / Под ред. Г.Г.Онищенко, В.В. Кутырева. – М.: Медицина, 2011. – 151 с. –ISBN 5-225-03558-2

3. Кнорре, Д.Г. Биологическая химия : учебник./Д.Г. Кнорре, С.Д. Мызина – М. : Высшая школа, 2002. – 479 с. – ISBN 5-06-003720-7

4. [Комов, В.П.](#) Биохимия: учебник / В.П. Шведова В.Н. Комов. – М. : Дрофа, 2004. – 640 с. – ISBN 5-7107-5613-X

5. Николаев, А.Я. Биологическая химия: учебник / А.Я. Николаев – М. : Высшая школа, 1998. – 496 с. – ISBN 5-89481-027-2

6. Овчинников, Ю.А. Биоорганическая химия / Ю.А.Овчинников – М. : Просвещение, 1987. – 815 с.

7. Осипова, О.В. Биоорганическая химия : Конспект лекций / О.В. Осипова, А.В. Шустов. – М. : Эксмо, 2007. – 192 с. – ISBN 978-5-699-21544-7

8. Строев, Е.А. Биологическая химия : учебник / Е.А.Строев – М. : Высшая школа, 1989. – 479 с.

9. Тюкавкина, Н.А. Биоорганическая химия : учебник / Н.А. Тюкавкина, Ю.И. Бауков, С.Э. Зурабян. – М. : Дрофа, 2010. – 416 с. – ISBN 978-5-9704-2102-4

### Лекция 3.

## КОФАКТОРЫ И КОФЕРМЕНТЫ В ФЕРМЕНТАТИВНОМ КАТАЛИЗЕ

### 3.1 Характеристика кофакторов и коферментов

Высокая биологическая активность ферментов, в первую очередь, определяется характерными свойствами образующих их белков. Ферментативной активностью могут обладать как простые, так и сложные белки. Первые состоят только из полипептидных цепей и гидролизуются до аминокислот (примерами могут служить ферменты пепсин, трипсин, уреазы и т.д.). Вторая группа ферментов представлена сложными белками, для проявления каталитической активности которых требуется присутствие веществ небелковой природы – простетических групп. Простетические группы ферментов, являющихся по химической природе сложными белками, называются кофакторами. Различают две группы кофакторов – ионы металлов (а также некоторые неорганические анионы) и коферменты, представляющие собой органические вещества. Примерно треть из всех известных в настоящее время ферментов активируются ионами металлов. Прочность связи ионов металлов с белковой частью фермента колеблется в широких пределах. Некоторые металлокомплексы ферментов в процессе их выделения из биологических материалов вследствие достаточной лабильности теряют ион металла. Эти особенности приходится учитывать при исследовании физико- и биохимических характеристик таких ферментов, восстанавливая их активность путем добавления в среду соответствующих ионов. Такие белки образуют группу ферментов, активируемых ионами металлов. Другие металлоферментные комплексы отличаются большей стабильностью, т.е. сохраняют ион металла при выделении и очистке (металлоферменты). В роли кофакторов ферментов могут выступать различные по природе ионы металлов. Ион металла может участвовать в присоединении субстрата, собственно в катализе, в стабилизации оптимальной конформации молекулы фермента и т.д. Если в качестве кофермента выступает органическое соединение, то фермент называют холоферментом, а его белковая часть – апоферментом. Реакция образования холофермента обратима: Кофермент + Апофермент  $\leftrightarrow$  Холофермент. Если равновесие данной реакции в условиях живой клетки сильно смещено влево, то кофермент присоединяется к апоферменту вместе с субстратом в момент реакции. Другой крайний случай – стабильные холоферменты, содержащие прочно связанный кофермент. Они представлены сложными белками. Многие коферменты являются производными витаминов – незаменимых пищевых факторов. Витамины и другие коферменты в качестве жизненно необходимых соединений входят в состав компонентов пищи и, как правило, не синтезируются (или синтезируются в недостаточных количествах) в организмах, по крайней мере, высших животных. К настоящему времени, кроме витаминов, обнаружены коферменты, являющиеся производными нуклеотидов, пептидов, порфиринов и углеводов.

### Вопросы для самоконтроля

1. Характеристика кофакторов и коферментов

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

### Основная

1. Биологическая химия [Электронный ресурс]: учебник / А.Д. Таганович [и др.]. – Минск: Вышэйшая школа, 2013. – 672 с. – ISBN 978-985-06-2321-8 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
2. Димитриев, А.Д. Биохимия: учебное пособие / А.Д. Димитриев, Е.Д. Амбросьева. – М.: Дашков и К, 2013. – 168 с. – ISBN 978-5-394-01790-2 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
3. Жимулёв, И.Ф. Общая и молекулярная генетика [Электронный ресурс]: учебное пособие для вузов; доп. УМО / И.Ф. Жимулёв. – Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. – 479 с. – ISBN 978-5-379-00375-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
4. Пинчук, Л.Г. Биохимия: учебное пособие/ Л.Г. Пинчук, Е.П. Зинкевич, С.Б. Гридина; гриф УМО. – Кемерово: Кемеровский технологический институт пищевой промышленности, 2011. – 364 с. – ISBN 978-5-89289-680-1 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
5. Плакунов, В.К. Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В.К. Плакунов, Ю.А. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. – ISBN 978-5-98704-493-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
6. Филиппович, Ю.Б. Биологическая химия: учебное пособие / Ю.Б. Филиппович, Н.И. Ковалевская, Г.А. Севастьянова. – М.: Академия, 2008. – 256 с. – ISBN 978-5-7695-4774-4
7. Щербаков, В.Г. Биохимия: учебник / В.Г. Щербаков, В.Г. Лобанов, Т.Н. Прудникова. – 3-е изд., испр. и доп. – СПб.: ГИОРД, 2009. – 472 с. – ISBN 5-98879-008-9

### Дополнительная

1. Березов, Т.Т. Биологическая химия /Т.Т. Березов, Б.Ф. Коровкин. – М.: Медицина, 2002. – 704 с. – ISBN 5-225-02709-1
2. Биологическая безопасность. Термины и определения / Под ред. Г.Г.Онищенко, В.В. Кутырева. – М.: Медицина, 2011. – 151 с. – ISBN 5-225-03558-2
3. Кнорре, Д.Г. Биологическая химия : учебник./Д.Г. Кнорре, С.Д. Мызина – М. : Высшая школа, 2002. – 479 с. – ISBN 5-06-003720-7
4. Комов, В.П. Биохимия: учебник / В.П. Шведова В.Н. Комов. – М. : Дрофа, 2004. – 640 с. – ISBN 5-7107-5613-X
5. Николаев, А.Я. Биологическая химия: учебник / А.Я. Николаев – М. : Высшая школа, 1998. – 496 с. – ISBN 5-89481-027-2
6. Овчинников, Ю.А. Биоорганическая химия / Ю.А.Овчинников – М. : Просвещение, 1987. – 815 с.
7. Осипова, О.В. Биоорганическая химия : Конспект лекций / О.В. Осипова, А.В. Шустов. – М. : Эксмо, 2007. – 192 с. – ISBN 978-5-699-21544-7
8. Строев, Е.А. Биологическая химия : учебник / Е.А.Строев – М. : Высшая школа, 1989. – 479 с.
9. Тюкавкина, Н.А. Биоорганическая химия : учебник / Н.А. Тюкавкина, Ю.И. Бауков, С.Э. Зурабян. – М. : Дрофа, 2010. – 416 с. – ISBN 978-5-9704-2102-4

## Лекция 4. Классификация ферментов и ее принципы

### 4.1. Классификация и номенклатура ферментов

Известно более 1 тыс. ферментов. Ферменты имеют тривиальные названия, которые составляются путем прибавления окончания – *аза* к слову, обозначающему субстрат на который действует фермент. Исключения составляют пищеварительные ферменты, для которых укоренились названия, оканчивающиеся на *ин*.

В настоящее время используется схема классификации и рациональной номенклатуры ферментов, принятые в 1961 г. Международным биохимическим союзом. В основу её положен тип химической реакции, катализируемой данным ферментом и его специфичность. При этом каждый фермент обозначается кодом из четырех цифр (например, КФ 1.1.1.27):

*1 цифра* – класс ферментов, она указывает на тип химической реакции, катализируемой ферментами.

*2 цифра* – обозначает подкласс, уточняет действие фермента, указывая на природу химической группы субстрата, атакуемой ферментом;

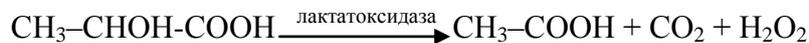
*3 цифра* – подподкласс, еще более конкретизирует действие фермента, уточняя природу атакуемой связи субстрата и природу акцептора;

*4 цифра* – обозначает порядковый номер фермента в данном классе.

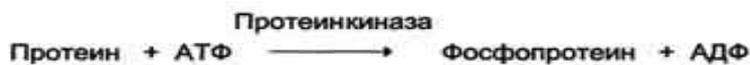
Согласно Международной **классификации** ферменты делят на 6 классов:

1. **Оксидоредуктазы** – катализируют окислительно-восстановительные реакции, лежащие в основе биологического окисления. Они делятся на анаэробные и аэробные дегидрогеназы (оксидазы).

На каждый субстрат может действовать несколько ферментов и по-разному:



2. **Трансферазы** – обеспечивают перенос целых функциональных групп и остатков (ацильных, фосфатных, гликозидных и др.) от одного субстрата к другому:



3. **Гидролазы** – катализируют разрыв внутримолекулярных связей (кроме –C-C-связи) в субстратах с присоединением воды по месту разрыва:



4. **Лиазы** – катализируют разрыв связей в субстратах без присоединения воды, т.е. осуществляют не гидролитическое расщепление связей –C-C-, -C-O-, C-N-, -C-S-, а также участвуют в отщеплении воды, сероводорода, углекислого газа.



5. **Изомеразы** – осуществляют внутримолекулярные перегруппировки с образованием изомеров:



6. **Лигазы (синтетазы)** – катализируют образование связей –C-C-, -C-O-, C-N-, -C-S-, а именно осуществляют синтез соединения двух субстратов, участвуют в расщеплении пирофосфатных связей, чем поставляют энергию для синтеза.



#### 4.2 Применение ферментов в промышленности, медицине, сельском хозяйстве

В настоящее время ферментативные процессы широко используются в различных отраслях промышленности. В хлебопекарном производстве для ускорения гидролиза крахмала и улучшения качества теста используют амилазы. При приготовлении детской пищи с целью облегчения переваривания углеводов и белков исходные продукты обрабатывают амилазой и протеиназами. Протеиназы и пектиновые ферменты используются в виноделии и при приготовлении соков. Они способствуют ускорению сокоотделения и просветлению сока. В сыроварении используют реннин или химозин, образующийся в сычуге телят и ягнят молочного возраста. Амилазы используются в текстильном производстве для расшлихтовки хлопчатобумажного волокна (удаление примесей крахмала) перед отбеливанием и крашением. Для придания любимым всеми джинсам благородного потертого вида, деним (джинсовую ткань) подвергают биохимической обработке амилазой и целлюлазой. Механизм ферментативной обработки денима аналогичен тому, который происходит при ферментативном гидролизе крахмала, ведь целлюлоза (основная составляющая хлопкового волокна) так же, как и крахмал, относится к классу полисахаридов. Причем ферменты начинают действовать с поверхностных волокон, которые окрашены индиго, в результате связь этих волокон с поверхностью ткани ослабевает, и постепенно на ткани образуются белые участки. Специфические протеиназы применяются в кожевенной промышленности с целью мягкого удаления волос с кожи, в технике – при регенерации киноплёнки. Щелочные протеиназы, наряду с липазами, используют при производстве синтетических моющих средств. Очень важны ферменты для химической промышленности (достаточно напомнить про высокие скорости ферментативных реакций, которые не достижимы для неферментных катализаторов). Использование ферментов наравне с другими катализаторами очень перспективно, поэтому биокатализаторы уже сегодня начинают занимать заметное место в практике лабораторий и производств. Биокатализаторы готовят на основе целой клетки. Клетки закрепляют (иммобилизуют) на полимерных

или минеральных матрицах и с помощью специальных приемов вынуждают их действовать в строго заданном режиме. В результате получают катализатор, который способен работать в условиях, совершенно непривычных для живых организмов. В работе такого катализатора могут принимать участие сразу несколько ферментов. Например, в промышленном производстве этанола из глюкозы применяют биокатализаторы в виде клеток, у которых задействованы сразу 12 разных ферментов. Имобилизованные ферменты являются как бы моделью структурно-организованных в клетке ферментов, поэтому они также используются для изучения свойств ферментов в составе внутриклеточных структур. В сельском хозяйстве ферменты (целлюлолитические ферменты) применяют как добавки при силосовании кормов, что увеличивает доступность биологических веществ и улучшает питательную ценность корма. С помощью бактериальных ферментов из нефтяных продуктов получают кормовой белок для животноводства. Такое широкое применение ферментов в различных отраслях промышленности потребовало разработки промышленных способов получения их в больших количествах. Сырьем для выделения ферментов чаще всего служат микроорганизмы, содержащие большое количество ферментов в активных формах. Кроме того, микроорганизмы быстро наращивают свою биомассу при разведении на селективных средах. Для их культивирования могут быть использованы дешевые питательные среды. Некоторые ферменты находят применение в медицине, как лекарственные препараты. Например, при желудочных заболеваниях, сопровождающихся снижением содержания пепсина в желудочном соке, для улучшения пищеварения назначают препараты пепсина (заместительная терапия). Разные протеолитические ферменты применяются при обработке ран: гидролизуют белки разрушенных клеток, ферменты способствуют очищению раны и уменьшению воспалительных явлений. Для лечения вирусного конъюнктивита успешно применяют глазные капли, содержащие фермент ДНКазу: он разрушает ДНК вируса и тем самым излечивает болезнь. Аспарагиназу применяют для лечения некоторых форм лейкозов (рак белой крови). Лечение основано на том, что аспарагин (аминокислота, необходимая для синтеза белков) в лейкозных клетках не синтезируется, и клетки получают его из плазмы крови. Если ввести в кровь больного аспарагиназу, то аспарагин в плазме крови разрушается, и синтез белков в лейкозных клетках прекращается, в результате чего клетки погибают. Известны и другие ферменты, пригодные для лечения злокачественных опухолей и действующие по такому же механизму: они разрушают какое-либо вещество, необходимое для роста опухолевой ткани. Но ферментативные лекарственные препараты, как правило, быстро теряют свою активность при хранении. Чтобы повысить долговечность ферментов их иммобилизуют, т.е. встраивают в нерастворимый носитель, что закрепляет конформацию фермента, тем самым снижается его лабильность.

### **Вопросы для самоконтроля**

1. Классификация и номенклатура ферментов
2. Применение ферментов в промышленности, медицине, сельском хозяйстве

### **СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**

#### Основная

1. Биологическая химия [Электронный ресурс]: учебник / А.Д. Таганович [и др.]. – Минск: Вышэйшая школа, 2013. – 672 с. – ISBN 978-985-06-2321-8 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks

2. Димитриев, А.Д. Биохимия: учебное пособие / А.Д. Димитриев, Е.Д. Амбросьева. – М.: Дашков и К, 2013. – 168 с. – ISBN 978-5-394-01790-2 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks

3. Жимулёв, И.Ф. Общая и молекулярная генетика [Электронный ресурс]: учебное пособие для вузов; доп. УМО / И.Ф. Жимулёв. – Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. – 479 с. – ISBN 978-5-379-00375-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks

4. Пинчук, Л.Г. Биохимия: учебное пособие/ Л.Г. Пинчук, Е.П. Зинкевич, С.Б. Гридина; гриф УМО. – Кемерово: Кемеровский технологический институт пищевой промышленности, 2011. – 364 с. – ISBN 978-5-89289-680-1 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks

5. Плакунов, В.К. Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В.К. Плакунов, Ю.А. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. – ISBN 978-5-98704-493-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks

6. Филиппович, Ю.Б. Биологическая химия: учебное пособие / Ю.Б. Филиппович, Н.И. Ковалевская, Г.А. Севастьянова. – М.: Академия, 2008. – 256 с. – ISBN 978-5-7695-4774-4

7. Щербаков, В.Г. Биохимия: учебник / В.Г. Щербаков, В.Г. Лобанов, Т.Н. Прудникова. – 3-е изд., испр. и доп. – СПб.: ГИОРД, 2009. – 472 с. – ISBN 5-98879-008-9

#### *Дополнительная*

1. Березов, Т.Т. Биологическая химия /Т.Т. Березов, Б.Ф. Коровкин. – М.: Медицина, 2002. – 704 с. – ISBN 5-225-02709-1

2. Биологическая безопасность. Термины и определения / Под ред. Г.Г.Онищенко, В.В. Кутырева. – М.: Медицина, 2011. – 151 с. –ISBN 5-225-03558-2

3. Кнорре, Д.Г. Биологическая химия : учебник./Д.Г. Кнорре, С.Д. Мызина – М. : Высшая школа, 2002. – 479 с. – ISBN 5-06-003720-7

4. [Комов, В.П.](#) Биохимия: учебник / В.П. Шведова В.Н. Комов. – М. : Дрофа, 2004. – 640 с. – ISBN 5-7107-5613-X

5. Николаев, А.Я. Биологическая химия: учебник / А.Я. Николаев – М. : Высшая школа, 1998. – 496 с. – ISBN 5-89481-027-2

6. Овчинников, Ю.А. Биоорганическая химия / Ю.А.Овчинников – М. : Просвещение, 1987. – 815 с.

7. Осипова, О.В. Биоорганическая химия : Конспект лекций / О.В. Осипова, А.В. Шустов. – М. : Эксмо, 2007. – 192 с. – ISBN 978-5-699-21544-7

8. Строев, Е.А. Биологическая химия : учебник / Е.А.Строев – М. : Высшая школа, 1989. – 479 с.

9. Тюкавкина, Н.А. Биоорганическая химия : учебник / Н.А. Тюкавкина, Ю.И. Бауков, С.Э. Зурабян. – М. : Дрофа, 2010. – 416 с. – ISBN 978-5-9704-2102-4

## Лекция 5 ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ БИОЭНЕРГЕТИКИ

### 5.1. Обмен энергии. Биологическое окисление

Процессы катаболизма в клетках животных сопровождаются потреблением кислорода, который необходим для реакций окисления. В результате этих реакций происходит освобождение энергии. Небиологические системы могут совершать работу за счёт тепловой энергии, биологические системы функционируют в изотермическом режиме и для осуществления процессов жизнедеятельности используют химическую энергию. Изучением превращений энергии, сопровождающих химические реакции, занимается биоэнергетика, или биохимическая термодинамика. Живые организмы с точки зрения термодинамики - открытые системы. Между системой и окружающей средой возможен обмен энергии, который происходит в соответствии с *законами термодинамики*:

*Первый закон* - закон сохранения энергии. Внутри рассматриваемой системы энергия может переходить от одной её части к другой или превращаться из одной формы в другую.

*Второй закон* - все физические и химические процессы в системе стремятся к необратимому переходу полезной энергии в хаотическую, неуправляемую форму. Мерой перехода служит величина, называемая энтропией (S), она достигает максимума, когда система приходит в истинное равновесие с окружающей средой.

Каждое органическое соединение, поступающее в организм извне или входящее в состав живой материи, обладает определённым запасом внутренней энергии (E). Часть этой внутренней энергии может быть использована для совершения полезной работы. Такую энергию системы называют свободной энергией (G).

Для биологических систем при постоянных температуре (25 °C) и давлении (в 1 атм.) соотношение между изменением свободной энергии системы ( $\Delta G$ ) и изменением энтропии ( $\Delta S$ ) можно представить следующим уравнением:

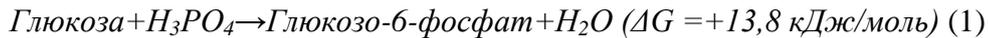
$$\Delta G = \Delta H - T \times S,$$

где  $\Delta H$  - изменение энтальпии (внутренней энергии или теплоты, содержащейся в системе); T - абсолютная температура. В условиях, при которых протекают биохимические реакции,  $\Delta H$  приблизительно равно  $\Delta E$  (изменению внутренней энергии системы в результате реакции).

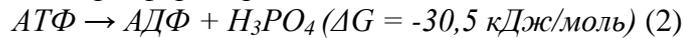
Направление химической реакции определяется значением свободной энергией (G). Если эта величина отрицательна, то реакция протекает самопроизвольно и сопровождается уменьшением свободной энергии. Такие реакции называют *экзергоническими*. Если  $\Delta G$  положительно, то реакция будет протекать только при поступлении свободной энергии извне; такие реакции называют *эндергоническими*. Если абсолютное значение  $\Delta G$  велико, то система устойчива, и реакция в таком случае практически не осуществляется. При  $\Delta G$ , равном нулю, система находится в равновесии.

В биологических системах эндергонические реакции могут протекать лишь за счёт энергии экзергонических реакций. Такие реакции называют *энергетически сопряжёнными*. Многие из этих реакций происходят при участии аденозинтрифосфата (АТФ), играющего роль сопрягающего фактора.

Рассмотрим энергетику сопряжённых реакций на примере реакции *фосфорилирования глюкозы* свободным фосфатом с образованием глюкозо-6-фосфата (эндергоническая реакция):



Для протекания такой реакции в сторону образования глюкозо-6-фосфата необходимо её сопряжение с другой реакцией, величина свободной энергии которой больше, чем требуется для фосфорилирования глюкозы.



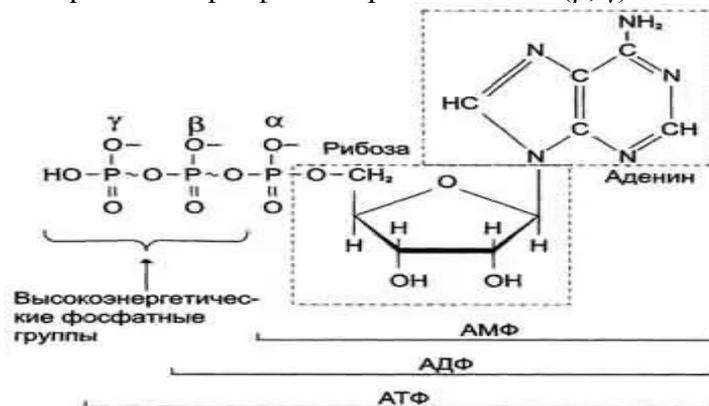
При сопряжении процессов (1) и (2) в реакции, катализируемой гексокиназой, фосфорилирование глюкозы легко протекает в физиологических условиях:



## 5.2. Характеристика высокоэнергетических фосфатов. Роль АТФ в организме

В живых организмах существует целая группа органических фосфатов (АТФ, енолфосфаты, ангидриды и фосфогуанидины), гидролиз которых приводит к освобождению большого количества свободной энергии. Такие соединения называют **высокоэнергетическими фосфатами**.

Центральное место среди этих соединений занимает АТФ - молекула, богатая энергией, т.к. она содержит две фосфоангидридные связи ( $\beta$ ,  $\gamma$ ).



При гидролизе концевой фосфоангидридной связи АТФ превращается в АДФ и ортофосфат  $P_i$ . При этом изменение свободной энергии составляет - 7,3 ккал/моль. При условиях, существующих в клетке в норме (рН 7,0,  $t = 37^\circ\text{C}$ ), фактическое значение  $\Delta G^0$  для процесса гидролиза составляет около - 12 ккал/моль. Величина свободной энергии гидролиза АТФ делает возможным его образование из АДФ за счёт переноса фосфатного остатка от других высокоэнергетических фосфатов.

АТФ участвует в эндергонических реакциях: фосфорилирование глюкозы или глицерина; выступает в роли донора энергии в анаболических процессах. Некоторые биосинтетические реакции в организме могут протекать при участии других нуклеозидтрифосфатов, аналогов АТФ, к ним относят гуанозинтрифосфат (ГТФ), уридинтрифосфат (УТФ) и цитидинтрифосфат (ЦТФ). Все эти нуклеотиды, в свою очередь, образуются при использовании свободной энергии концевой фосфатной группы АТФ. Наконец, за счёт свободной энергии АТФ совершаются различные виды работы, лежащие в основе жизнедеятельности организма, например, мышечное сокращение или активный транспорт веществ.

Таким образом, АТФ - главный, непосредственно используемый донор свободной энергии в биологических системах. В клетке молекула АТФ расходуется в течение одной минуты после её образования. У млекопитающих количество АТФ, равное массе тела, образуется и разрушается каждые 24 ч.

Использование АТФ как источника энергии возможно только при условии непрерывного синтеза АТФ из АДФ за счёт энергии окисления органических

соединений. Цикл АТФ-АДФ - основной механизм обмена энергии в биологических системах, а АТФ - универсальная "энергетическая валюта".

### Вопросы для самоконтроля

1. Обмен энергии. Биологическое окисление
2. Характеристика высокоэнергетических фосфатов. Роль АТФ в организме

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### Основная

1. Биологическая химия [Электронный ресурс]: учебник / А.Д. Таганович [и др.]. – Минск: Вышэйшая школа, 2013. – 672 с. – ISBN 978-985-06-2321-8 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
2. Димитриев, А.Д. Биохимия: учебное пособие / А.Д. Димитриев, Е.Д. Амбросьева. – М.: Дашков и К, 2013. – 168 с. – ISBN 978-5-394-01790-2 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
3. Жимулёв, И.Ф. Общая и молекулярная генетика [Электронный ресурс]: учебное пособие для вузов; доп. УМО / И.Ф. Жимулёв. – Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. – 479 с. – ISBN 978-5-379-00375-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
4. Пинчук, Л.Г. Биохимия: учебное пособие/ Л.Г. Пинчук, Е.П. Зинкевич, С.Б. Гридина; гриф УМО. – Кемерово: Кемеровский технологический институт пищевой промышленности, 2011. – 364 с. – ISBN 978-5-89289-680-1 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
5. Плакунов, В.К. Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В.К. Плакунов, Ю.А. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. – ISBN 978-5-98704-493-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
6. Филиппович, Ю.Б. Биологическая химия: учебное пособие / Ю.Б. Филиппович, Н.И. Ковалевская, Г.А. Севастьянова. – М.: Академия, 2008. – 256 с. – ISBN 978-5-7695-4774-4
7. Щербаков, В.Г. Биохимия: учебник / В.Г. Щербаков, В.Г. Лобанов, Т.Н. Прудникова. – 3-е изд., испр. и доп. – СПб.: ГИОРД, 2009. – 472 с. – ISBN 5-98879-008-9

#### Дополнительная

1. Березов, Т.Т. Биологическая химия /Т.Т. Березов, Б.Ф. Коровкин. – М.: Медицина, 2002. – 704 с. – ISBN 5-225-02709-1
2. Биологическая безопасность. Термины и определения / Под ред. Г.Г.Онищенко, В.В. Кутырева. – М.: Медицина, 2011. – 151 с. –ISBN 5-225-03558-2
3. Кнорре, Д.Г. Биологическая химия : учебник./Д.Г. Кнорре, С.Д. Мызина – М. : Высшая школа, 2002. – 479 с. – ISBN 5-06-003720-7
4. Комов, В.П. Биохимия: учебник / В.П. Шведова В.Н. Комов. – М. : Дрофа, 2004. – 640 с. – ISBN 5-7107-5613-X
5. Николаев, А.Я. Биологическая химия: учебник / А.Я. Николаев – М. : Высшая школа, 1998. – 496 с. – ISBN 5-89481-027-2
6. Овчинников, Ю.А. Биоорганическая химия / Ю.А.Овчинников – М. : Просвещение, 1987. – 815 с.
7. Осипова, О.В. Биоорганическая химия : Конспект лекций / О.В. Осипова, А.В. Шустов. – М. : Эксмо, 2007. – 192 с. – ISBN 978-5-699-21544-7
8. Строев, Е.А. Биологическая химия : учебник / Е.А.Строев – М. : Высшая школа, 1989. – 479 с.
9. Тюкавкина, Н.А. Биоорганическая химия : учебник / Н.А. Тюкавкина, Ю.И. Бауков, С.Э. Зурабян. – М. : Дрофа, 2010. – 416 с. – ISBN 978-5-9704-2102-4

## Лекция 6

### ФОТОСИНТЕЗ

Фотосинтез в растительной клетке осуществляется специализированными органеллами — хлоропластами. От других типов пластид хлоропласты отличаются наличием зеленых пигментов хлорофиллов и сложно организованной системой внутренних мембран. Хлорофилл обеспечивает поглощение и первичное преобразование энергии света при фотосинтезе, а высокая степень организации внутренних мембранных структур хлоропластов составляет физическую основу для эффективного поглощения и преобразования энергии света в ходе фотосинтеза. Благодаря высокой степени организации внутренней мембранной структуры хлоропластов достигаются условия, необходимые для преобразования энергии:

- 1) определенная ориентация пигментов в мембране, обеспечивающая эффективное поглощение и преобразование энергии света;
- 2) пространственное разделение восстановленных и окисленных фотопродуктов, возникающих в результате первичных актов фотосинтеза, связанных с разделением зарядов в реакционном центре;
- 3) строгая упорядоченность компонентов реакционного центра, где сопряжены быстропротекающие ( $10^{-10}$ — $10^{-9}$  с) фотофизические и более медленные (КГ4— $10^{-2}$  с) ферментативные реакции; наличие определенных структур, где фотовозбужденный пигмент и химический акцептор жестко ориентированы относительно друг друга (необходимо для преобразования энергии в реакционных центрах);
- 4) пространственная организация электрон-транспортной цепи (ЭТЦ) хлоропластов, основанная на определенной последовательности и строгой ориентации переносчиков в мембране (необходима для быстрого и регулируемого транспорта электронов и протонов);
- 5) определенным образом организованная система мембран в хлоропластах, обеспечивающая сопряжение транспорта электронов и синтеза АТФ.

#### 6.1 Основные принципы структурной организации хлоропластов

Основные элементы структурной организации хлоропластов у высших растений: *внешнюю оболочку, строму* и хорошо развитую *систему внутренних мембран*.

*Внешняя оболочка хлоропластов* ограничивает его внутреннее содержимое от цитоплазмы. Это барьер, осуществляющий контроль обмена веществ между хлоропластом и цитоплазмой. Оболочка состоит из двух мембран — наружной и внутренней. *Наружная мембрана* проницаема для большинства органических и неорганических молекул. Вместе с тем она содержит специальные транслокаторы белков, через которые поступают пептиды из цитоплазмы в хлоропласт. Внутренняя мембрана оболочки хлоропластов обладает избирательной проницаемостью и осуществляет контроль над транспортом белков, липидов, органических кислот и углеводов между хлоропластом и цитоплазмой. Внутренняя мембрана оболочки участвует также в формировании внутренней мембранной системы хлоропластов.

Строма — гидрофильный, слабоструктурированный матрикс хлоропластов, содержащий водорастворимые органические соединения, а также неорганические ионы. В строме располагаются ферменты углеродного цикла фотосинтеза. Здесь осуществляются реакции фотосинтетической ассимиляции углерода. Кроме того,

строма содержит ферменты синтеза фотосинтетических пигментов, а также полярных липидов мембран хлоропластом. В строме находятся кольцевая ДНК (может быть несколько одинаковых копий), рибосомы, ферменты матричного синтеза, обеспечивающие синтез белков, входящих в состав мультипептидных комплексов мембран тилакоидов, а также водорастворимого белка – ключевой фермент углеродного цикла фотосинтеза.

Значение столь сложной организации внутренних мембран хлоропластов состоит в следующем.

- Внутренние мембраны хлоропластов включают мультипептидные комплексы, обеспечивающие поглощение и преобразование энергии света в ходе световых реакций фотосинтеза. Благодаря значительному мембранному пространству достигается увеличение числа функциональных единиц, способных осуществлять световые реакции фотосинтеза.

- Единство внутренней мембранной системы хлоропластов позволяет отдельным компонентам мембраны мигрировать латерально и вступать между собой в структурный и функциональный контакт.

Химический состав хлоропластов достаточно сложен и может быть охарактеризован следующими средними данными (% на сухую массу): белок –35-55; липиды –20-30; углеводы – 10; РНК – 2-3; ДНК – до 0,5; хлорофилл –9; каротиноиды– 4,5.

Важно отметить, что многие белки хлоропластов обладают ферментативной активностью. Действительно, в хлоропластах сосредоточены все ферменты, принимающие участие в процессе фотосинтеза (окислительно-восстановительные, синтетазы, гидролазы). В настоящее время показано, что в хлоропластах, так же как и в митохондриях, имеется своя белоксинтезирующая система.

Многие из ферментов, локализованных в хлоропластах, являются двухкомпонентными. Во многих случаях простатическая группа ферментов— это различные витамины. В хлоропластах сосредоточены многие витамины и их производные (витамины группы В, К, Е, D). В хлоропластах находится 80% Fe, 70% Zn, около 50% Си от всего количества этих элементов в листе. Размер хлоропластов колеблется от 4 до 10 мкм. Число хлоропластов обычно составляет от 20 до 100 на клетку.

Внутреннее строение хлоропластов, их ультраструктура была раскрыта после того, как появился электронный микроскоп. Оказалось, что хлоропласты окружены двойной оболочкой (мембраной). Толщина каждой оболочки 7,5—10 нм, расстояние между ними 10— 30 нм. Внутреннее пространство хлоропластов пронизано мембранами (ламеллами). Мембраны, соединенные друг с другом, образуют как бы пузырьки — тилакоиды (греч. «тилакоидес» — мешковидный)- В хлоропластах тилакоиды двух типов. Короткие тилакоиды собраны в пачки (граны) и расположены друг над другом, напоминая стопку монет. Длинные тилакоиды расположены параллельно друг другу. Короткие тилакоиды состоят из ламелл гран, длинные тилакоиды — ламелл строма. Все ламеллы погружены в среду зернистого строения — строму.

### **Вопросы для самоконтроля**

#### **1. Основные принципы структурной организации хлоропластов**

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

### Основная

1. Биологическая химия [Электронный ресурс]: учебник / А.Д. Таганович [и др.]. – Минск: Вышэйшая школа, 2013. – 672 с. – ISBN 978-985-06-2321-8 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
2. Димитриев, А.Д. Биохимия: учебное пособие / А.Д. Димитриев, Е.Д. Амбросьева. – М.: Дашков и К, 2013. – 168 с. – ISBN 978-5-394-01790-2 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
3. Жимулёв, И.Ф. Общая и молекулярная генетика [Электронный ресурс]: учебное пособие для вузов; доп. УМО / И.Ф. Жимулёв. – Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. – 479 с. – ISBN 978-5-379-00375-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
4. Пинчук, Л.Г. Биохимия: учебное пособие/ Л.Г. Пинчук, Е.П. Зинкевич, С.Б. Гридина; гриф УМО. – Кемерово: Кемеровский технологический институт пищевой промышленности, 2011. – 364 с. – ISBN 978-5-89289-680-1 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
5. Плакунов, В.К. Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В.К. Плакунов, Ю.А. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. – ISBN 978-5-98704-493-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
6. Филиппович, Ю.Б. Биологическая химия: учебное пособие / Ю.Б. Филиппович, Н.И. Ковалевская, Г.А. Севастьянова. – М.: Академия, 2008. – 256 с. – ISBN 978-5-7695-4774-4
7. Щербаков, В.Г. Биохимия: учебник / В.Г. Щербаков, В.Г. Лобанов, Т.Н. Прудникова. – 3-е изд., испр. и доп. – СПб.: ГИОРД, 2009. – 472 с. – ISBN 5-98879-008-9

### Дополнительная

1. Березов, Т.Т. Биологическая химия /Т.Т. Березов, Б.Ф. Коровкин. – М.: Медицина, 2002. – 704 с. – ISBN 5-225-02709-1
2. Биологическая безопасность. Термины и определения / Под ред. Г.Г.Онищенко, В.В. Кутырева. – М.: Медицина, 2011. – 151 с. – ISBN 5-225-03558-2
3. Кнорре, Д.Г. Биологическая химия : учебник./Д.Г. Кнорре, С.Д. Мызина – М. : Высшая школа, 2002. – 479 с. – ISBN 5-06-003720-7
4. Комов, В.П. Биохимия: учебник / В.П. Шведова В.Н. Комов. – М. : Дрофа, 2004. – 640 с. – ISBN 5-7107-5613-X
5. Николаев, А.Я. Биологическая химия: учебник / А.Я. Николаев – М. : Высшая школа, 1998. – 496 с. – ISBN 5-89481-027-2
6. Овчинников, Ю.А. Биоорганическая химия / Ю.А.Овчинников – М. : Просвещение, 1987. – 815 с.
7. Осипова, О.В. Биоорганическая химия : Конспект лекций / О.В. Осипова, А.В. Шустов. – М. : Эксмо, 2007. – 192 с. – ISBN 978-5-699-21544-7
8. Строев, Е.А. Биологическая химия : учебник / Е.А.Строев – М. : Высшая школа, 1989. – 479 с.
9. Тюкавкина, Н.А. Биоорганическая химия : учебник / Н.А. Тюкавкина, Ю.И. Бауков, С.Э. Зурабян. – М. : Дрофа, 2010. – 416 с. – ISBN 978-5-9704-2102-4

## Лекция 7 Биохимия пищеварения

### 7.1 Основы биохимии пищеварения

Пищеварение – совокупность процессов, обеспечивающих механическое измельчение и химическое расщепление пищевых веществ на компоненты, лишенные видовой специфичности, пригодные к всасыванию из пищеварительного тракта в кровь и лимфу, участию в обмене веществ и энергии. Поступающая в организм пища всесторонне обрабатывается под действием различных пищеварительных ферментов, синтезируемых специализированными клетками. Расщепление происходит с присоединением молекул воды. Образующиеся при расщеплении белков, жиров и углеводов аминокислоты, жирные кислоты, глицерин и моносахариды всасываются в органы и ткани, а из них образуются новые сложные органические вещества. Известны три основных вида пищеварения: внутриклеточное, внеклеточное (дистантное) и мембранное [5, 10]. Пищеварительная система осуществляет начальный этап обмена веществ между внешней и внутренней средами организма. В состав пищеварительной системы входит пищеварительный канал, поджелудочная железа и печень. Пищеварение начинается в ротовой полости: механическое измельчение путем жевания и первоначальная химическая обработка под действием слюны, которая смачивает пищевую массу, обеспечивает формирование пищевого комка. В основном углеводы перевариваются амилазой слюны. Затем поступают в пищевод и желудок. Пища накапливается в желудке, перемешивается и пропитывается кислым желудочным соком, обладающим ферментативной активностью, антибактериальными свойствами и способностью денатурировать клеточные структуры. Основная функция желудка – депонирование пищи, ее механическая и химическая обработка. Пищевая масса постепенно направляется в кишечник, в желудке пища находится в зависимости от ее количества и состава от 4 до 10 ч (у человека в среднем 3,5–4,0 ч). В желудке происходит гидролиз пищевых белков пепсином (оптимум pH 1,5–2,5) и гастриксином (оптимум pH 3,0). В полости желудка из неактивного пепсиногена под влиянием соляной кислоты образуется активный пепсин. Соляная кислота облегчает гидролиз белков благодаря денатурирующему действию, вызывает их набухание, что увеличивает контакт с ферментами. Под влиянием ферментов парапепсинов, гастриксинов, желатиназы, катепсинов желудочного сока из белков образуются пептиды различной молекулярной массы. Происходит высвобождение веществ, содержащихся в продуктах в связанном с белками виде. Соляная кислота оказывает бактерицидный эффект, способствует усвоению железа, стимулирует деятельность нижерасположенных отделов пищеварительного тракта, секрецию некоторых гормонов его стенками. Роль соляной кислоты многообразна, поэтому нарушение ее секреции неблагоприятно отражается на ряде важных процессов в организме. Соляная кислота вызывает денатурацию амилазы, находящейся в небольшом количестве в желудке. Из желудка пищевая масса порциями поступает в кишечник, где наиболее интенсивно происходят процессы ферментативного гидролиза и переход к всасыванию. Фаза пищеварения в тонком кишечнике осуществляется в среде, близкой к нейтральной или слабощелочной. Пептиды, образовавшиеся под действием пепсина в желудке и нерасщепленные белки гидролизуются протеазами поджелудочного сока: трипсином, химотрипсином, карбоксипептидазой и эластазой. Образуются низкомолекулярные пептиды и аминокислоты. В гидролизе жиров существенную роль играет желчь, выделяемая печенью. Желчь активирует липазу поджелудочного сока и эмульгирует

жиры. В полости тонкой кишки этот фермент поэтапно отщепляет жирные кислоты и приводит к образованию ди- и моноглицеридов и незначительного количества свободных жирных кислот и глицерина. Образующиеся продукты гидролиза соприкасаются с поверхностью кишки, где происходит дальнейшая их обработка путем мембранного пищеварения. В мембранном пищеварении участвуют ферменты поджелудочного сока:  $\alpha$ -амилаза, липаза, трипсин, химотрипсин, эластаза и другие ферменты, а также собственно кишечные ферменты:  $\gamma$ -амилаза, олиго- и дисахаридазы; различные тетра-, три- и дипептидазы, аминопептидазы, щелочная фосфатаза и ее изоэнзимы; моноглицеридлипаза. Поступающие с пищей углеводы под действием гликолитических ферментов желудочно-кишечного тракта расщепляются до моносахаридов, которые всасываются в кровь. Основным моносахаридом является глюкоза; она постоянно извлекается из русла крови клетками, в которых происходит ее окисление в аэробных условиях до конечных продуктов ( $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ ) с аккумуляцией в макроэргических соединениях значительной части заключенной в ней химической энергии. При недостаточном содержании кислорода в тканях (анаэробные условия) глюкоза окисляется не полностью. Отличительной чертой катаболизма углеводов является их способность окисляться двумя путями – гексозодифосфатным и гексозомонофосфатным (пентозофосфатным). Последний является вспомогательным путем окисления углеводов. Гексозодифосфатное окисление углеводов может протекать в аэробных и анаэробных условиях, а пентозофосфатное – в аэробных условиях. Процессы аэробного и анаэробного превращения углеводов до стадии образования пировиноградной кислоты одни и те же. Дальнейшее превращение этой кислоты зависит от обеспечения тканей кислородом. В анаэробных условиях дыхательная цепь ферментов в этом случае не используется и АТФ не образуется. Конечным продуктом анаэробного распада глюкозы является молочная кислота. Состояние недостаточного обеспечения организма кислородом нередко встречается в нормальной жизнедеятельности человека. Например, при физическом перенапряжении, патологических изменениях организма. Однако анаэробное состояние у высших организмов продолжаться долго не может, снабжение тканей кислородом восстанавливается, и молочная кислота переходит в пировиноградную. Молочная кислота является своеобразным метаболическим тупиком, выход из которого сводится к образованию пировиноградной кислоты, затем окисляющейся с участием ряда ферментов и коферментов (пируватдегидразный комплекс). В окислении пировиноградной кислоты участвует специальная дегидрогеназа, отщепляющая атомы водорода и передающая их затем в цепь дыхательных ферментов с образованием АТФ. При анаэробном окислении глюкозы образуется 14 молекул АТФ. Свойственный только углеводам процесс распада заканчивается образованием ацетил-КоА. Дальнейший распад ацетил-КоА одинаков для белков, липидов и углеводов и осуществляется в цикле трикарбоновых кислот (цикле Кребса или цикле лимонной кислоты). Цикл Кребса является центральным звеном в цепи катаболических реакций организма и представляет собой общий конечный путь окислительного распада всех основных пищевых веществ. Белки, жиры и углеводы после прохождения специфических, свойственных только каждому из этих пищевых веществ превращений образуют один и тот же метаболит – активную форму уксусной кислоты (ацетил-КоА), в результате окислительного распада которой образуются диоксид углерода и вода. Кроме того, при аэробном окислении глюкозы гексозоди-32 фосфатным путем может образовываться 38, а гексозомонофосфатным – 36 молекул АТФ. Следовательно, энергетически оба пути окисления углеводов существенно не отличаются. Следует

отметить, что распад белков, жиров и углеводов полностью заканчивается в тонком кишечнике; в толстом кишечнике этот процесс не происходит. При организации правильного питания человека важное значение имеет сохранение нативных свойств пищевых продуктов в процессе подготовки, переработки, производства и хранения пищевого сырья.

### **Вопросы для самоконтроля**

#### 1. Основы биохимии пищеварения

### **СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**

#### *Основная*

1. Биологическая химия [Электронный ресурс]: учебник / А.Д. Таганович [и др.]. – Минск: Вышэйшая школа, 2013. – 672 с. – ISBN 978-985-06-2321-8 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
2. Димитриев, А.Д. Биохимия: учебное пособие / А.Д. Димитриев, Е.Д. Амбросьева. – М.: Дашков и К, 2013. – 168 с. – ISBN 978-5-394-01790-2 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
3. Жимулёв, И.Ф. Общая и молекулярная генетика [Электронный ресурс]: учебное пособие для вузов; доп. УМО / И.Ф. Жимулёв. – Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. – 479 с. – ISBN 978-5-379-00375-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
4. Пинчук, Л.Г. Биохимия: учебное пособие/ Л.Г. Пинчук, Е.П. Зинкевич, С.Б. Гридина; гриф УМО. – Кемерово: Кемеровский технологический институт пищевой промышленности, 2011. – 364 с. – ISBN 978-5-89289-680-1 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
5. Плакунов, В.К. Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В.К. Плакунов, Ю.А. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. – ISBN 978-5-98704-493-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
6. Филиппович, Ю.Б. Биологическая химия: учебное пособие / Ю.Б. Филиппович, Н.И. Ковалевская, Г.А. Севастьянова. – М.: Академия, 2008. – 256 с. – ISBN 978-5-7695-4774-4
7. Щербаков, В.Г. Биохимия: учебник / В.Г. Щербаков, В.Г. Лобанов, Т.Н. Прудникова. – 3-е изд., испр. и доп. – СПб.: ГИОРД, 2009. – 472 с. – ISBN 5-98879-008-9

#### *Дополнительная*

1. Березов, Т.Т. Биологическая химия /Т.Т. Березов, Б.Ф. Коровкин. – М.: Медицина, 2002. – 704 с. – ISBN 5-225-02709-1
2. Биологическая безопасность. Термины и определения / Под ред. Г.Г.Онищенко, В.В. Кутырева. – М.: Медицина, 2011. – 151 с. –ISBN 5-225-03558-2
3. Кнорре, Д.Г. Биологическая химия : учебник./Д.Г. Кнорре, С.Д. Мызина – М. : Высшая школа, 2002. – 479 с. – ISBN 5-06-003720-7
4. Комов, В.П. Биохимия: учебник / В.П. Шведова В.Н. Комов. – М. : Дрофа, 2004. – 640 с. – ISBN 5-7107-5613-X
5. Николаев, А.Я. Биологическая химия: учебник / А.Я. Николаев – М. : Высшая школа, 1998. – 496 с. – ISBN 5-89481-027-2
6. Овчинников, Ю.А. Биоорганическая химия / Ю.А.Овчинников – М. : Просвещение, 1987. – 815 с.
7. Осипова, О.В. Биоорганическая химия : Конспект лекций / О.В. Осипова, А.В. Шустов. – М. : Эксмо, 2007. – 192 с. – ISBN 978-5-699-21544-7
8. Строев, Е.А. Биологическая химия : учебник / Е.А.Строев – М. : Высшая школа, 1989. – 479 с.

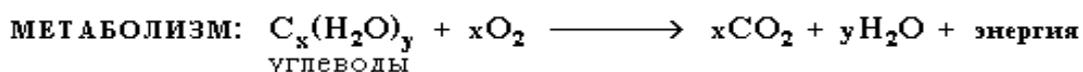
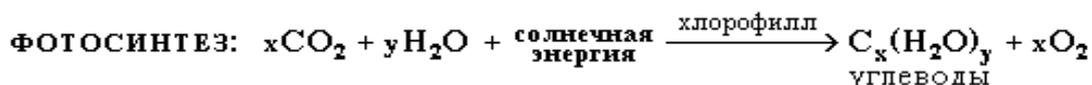
9. Тюкавкина, Н.А. Биоорганическая химия : учебник / Н.А. Тюкавкина, Ю.И. Бауков, С.Э. Зурабян. – М. : Дрофа, 2010. – 416 с. – ISBN 978-5-9704-2102-4

## Лекция 8. Углеводы и их ферментативные превращения

### 8.1 Характеристика, классификация и функции углеводов

**Углеводы (сахара)** – органические соединения, содержащие альдегидную или кетонную группу и несколько спиртовых гидроксильных групп. Общая формула  $C_n(H_2O)_m$ , где  $n$  и  $m$  от 3 и более.

Функции: энергетическая (при распаде 1г. углеводов выделяется 4,1 ккал. энергии), структурная, защитная, используются для синтеза нуклеиновых кислот, коферментов. Сахара составляют до 80% массы сухого вещества растений и около 2% сухого вещества животных организмов.



Причем, животные организмы не способны синтезировать углеводы и должны их получать с кормом, главным образом (400-450 г.) в виде полисахаридов – крахмала, 40-50 г.- дисахаридов и 10-20 г – моносахаридов.

**Классификация:** Углеводы классифицируются на простые (моносахариды) и сложные, которые по числу остатков моносахаридов в молекуле делятся на олиго- и полисахариды.

### 8.2 Моносахариды: строение и стереоизомерия

**Моносахариды (простые сахара)** представляют собой твердые вещества, хорошо растворимые в воде, плохо - в спирте и нерастворимые в органических растворителях, обладают сладким вкусом. Монозы не подвержены гидролизу на более простые молекулы и с химической точки зрения представляют собой многоатомные спирты, дополнительно содержащие альдегидную группу (альдозы) или кетонную (кетозы).



В зависимости от числа углеродных атомов моносахариды делятся на триозы, тетразы, пентозы, гексозы и т.д. (от 3 до 10). В природе распространены гексозы.

Начиная с пентоз, монозы могут существовать как в линейной (формула Фишера), так и в циклической формах (формула Хеурса).

**Открытая форма:** Углеродную цепь в них записывают вертикально. У альдоз наверху помещают альдегидную группу, у кетоз - соседнюю с карбонильной первичную спиртовую группу. С этих групп начинают нумерацию цепи.

Всем моносахаридам присуща конфигурационная стереоизомерия: D и L-ряды (для альдоз гексоз  $N=2^4$ , 8 пар энантиомеров, для кетоз -  $N=2^3$ , 6 пар).

Отнесение моносахарида к D- или L-ряду проводят по конфигурации хирального центра (-ОН-группы) у наиболее удаленного от оксогруппы, независимо от конфигурации остальных центров. Для пентоз таким «определяющим» центром является атом C-4, а для гексоз - C-5. Положение группы OH у последнего центра хиральности справа свидетельствует о принадлежности моносахарида к D-ряду, слева -

к L-ряду. В живых организмах присутствуют моносахариды в D-конфигурации, которую называют природной. Исключение составляет L-арабиноза бактерий, L-рамноза и L-сорбоза растений.

Из альдопентоз часто встречаются D-рибоза и D-ксилоза, а из кетопентоз - D-рибулоза и D-ксилулоза. Общие названия кетоз образуются введением суффикса **-ул** в названия соответствующих альдоз: рибозе соответствует рибулоза, ксилозе - ксилулоза (исключение «фруктоза»).



Наиболее распространены в природе альдогексозы — D-глюкоза, D-галактоза и D-манноза, а из кетогексоз — D-фруктоза.



Диастереомеры, различающиеся конфигурацией только одного асимметрического атома углерода, называются эпимерами.

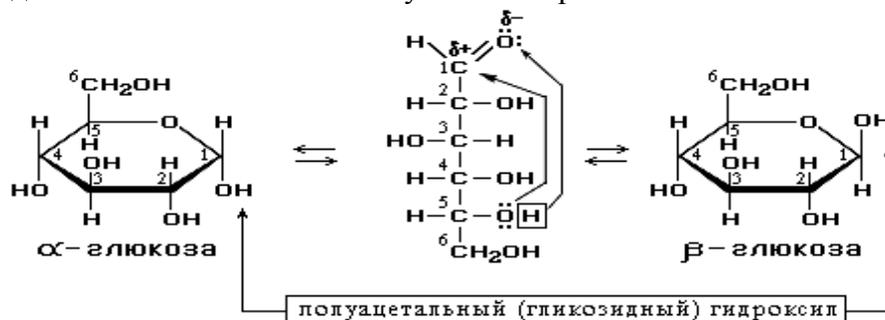
**Циклические формы.** Открытые формы моносахаридов удобны для рассмотрения пространственных отношений между стереоизомерными моносахаридами. В действительности моносахариды по строению являются циклическими полуацетальными. Образование циклических форм моносахаридов можно представить как результат внутримолекулярного взаимодействия карбонильной группы и наиболее от неё удаленной гидроксильной (полуацетальной или гликозидной) группы асимметричного атома углерода.

В результате циклизации образуются термодинамически более устойчивые фуранозные и пиранозные циклы. Символы атомов углерода в циклах не указывают.



В циклической форме создается дополнительный центр хиральности - атом углерода, ранее входивший в состав карбонильной группы (у альдоз это C-1, кетоз — C-2). Этот атом называют аномерным, а два соответствующих стереоизомера - α- и β-

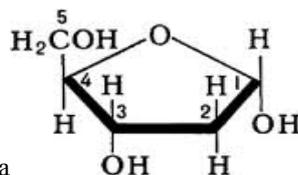
аномерами. Гликозидная гидроксильная группа у  $\alpha$ -аномеров оказывается под плоскостью цикла (справа цепи Фишера), у  $\beta$ -аномеров - над плоскостью (слева цепи). Аномеры представляют собой частный случай эпимеров.



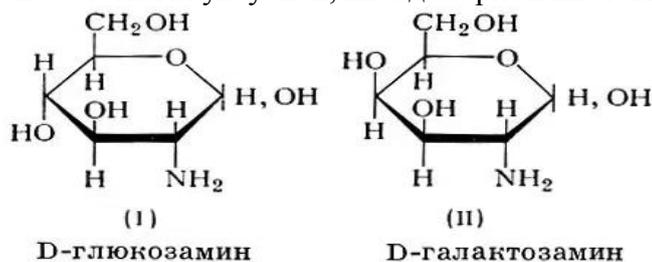
### 8.3. Неклассические моносахариды

Называют ряд соединений, имеющих общую структурную «архитектуру» с обычными, «классическими» моносахаридами (альдозами и кетозами), но отличающихся либо видоизменением одной или нескольких функциональных групп, либо отсутствием некоторых из них.

**Дезоксисахара.** 2-дезоксидеокси-D-рибоза - является структурным компонентом ДНК. В природных сердечных гликозидах, применяемых в кардиологии, содержатся остатки дидезоксисахаров.



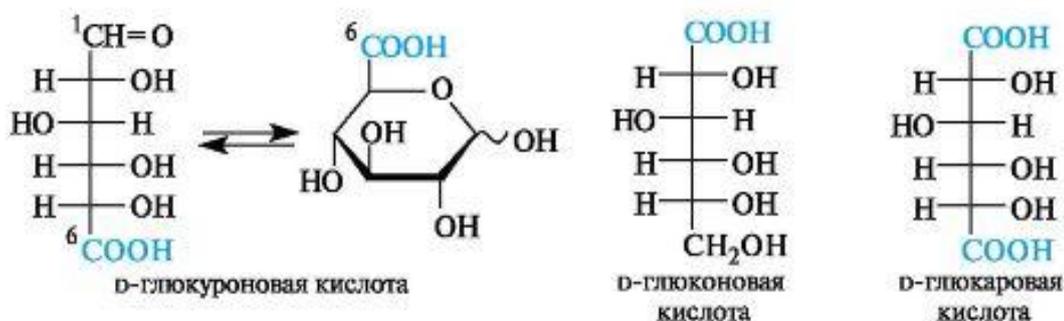
**Аминосахара.** Эти производные, содержащие вместо гидроксильной группы аминогруппу (при C-2), обладают основными свойствами и образуют с кислотами кристаллические соли. Важнейшими представителями служат аналоги D-глюкозы и D-галактозы: D-глюкозамин и D-галактозамин соответственно. Аминогруппа в них может быть ацилирована остатками уксусной, иногда серной кислоты.



**Альдиты** (сахарные спирты): относят многоатомные спирты, содержащие гидроксильную группу вместо оксогруппы C=O. Каждой альдозе соответствует один альдит, в названии которого используют суффикс -ит вместо -оза, например D-маннит (от D-маннозы). Альдиты обладают более симметричной структурой, чем альдозы, поэтому среди них встречаются мезосоединения, например ксилит.



**Кислые сахара.** Моносахариды, в которых вместо звена  $\text{CH}_2\text{OH}$  содержится группа  $-\text{COOH}$ , имеют общее название уруновые кислоты. В их названиях используют сочетание - *уруновая кислота* вместо суффикса -оза соответствующей альдозы (глюкуроновая кислота). Уруновые кислоты являются компонентами растительных и бактериальных полисахаридов.



Моносахариды, содержащие карбоксильную группу вместо альдегидной, относят к альдоновым кислотам. Если карбоксильные группы присутствуют на обоих концах углеродной цепи, то такие соединения имеют общее название альдаровые кислоты. В номенклатуре этих типов кислот применяют соответственно сочетания - *оновая кислота* и - *аровая кислота*. Альдоновые и альдаровые кислоты не могут образовывать таутомерных циклических форм, так как лишены альдегидной группы. Альдаровые кислоты, как и альдиты, могут существовать в виде мезосоединений ( галактаровая кислота).



#### 8.4 Основные представители олигосахаридов и их свойства

**Олигосахариды** – продукты конденсации нескольких (от двух до десяти) остатков моносахаридов, соединённых гликозидной связью. Существуют два типа связывания моносахаридных остатков:

1. За счет полуацетальной группы  $\text{OH}$  одного моносахарида и любой  $\text{OH}$  группы другого ( $1 \rightarrow 4$  или  $1 \rightarrow 6$ ), при этом происходят отщепление молекулы воды и

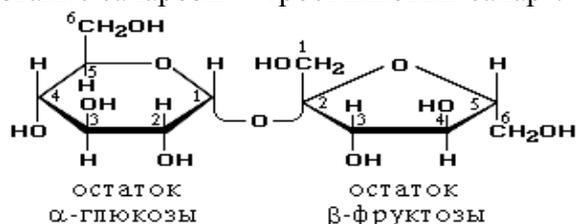
образование О-гликозидной связи в  $\alpha$ - или  $\beta$ -конфигурации; это группа восстанавливающих дисахаридов;

2. С участием полуацетальных групп ОН обоих моносахаридов (1 $\rightarrow$ 1 или 1 $\rightarrow$ 2); это группа невосстанавливающих дисахаридов.

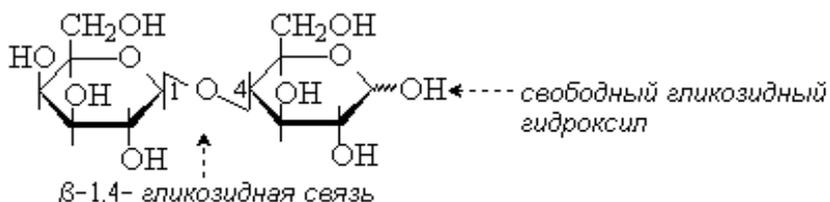


Дисахариды - наиболее распространённые олигомерные углеводы, встречающиеся в свободной форме. По химической природе представляют собой гликозиды, которые содержат 2 моносахарида, соединённые гликозидной связью в  $\alpha$ - или  $\beta$ -конфигурации. Основными дисахаридами пищи являются:

**Сахароза.** Источником служат растения: сахарная свёкла, сахарный тростник. Поэтому тривиальное название сахарозы - "тростниковый сахар".

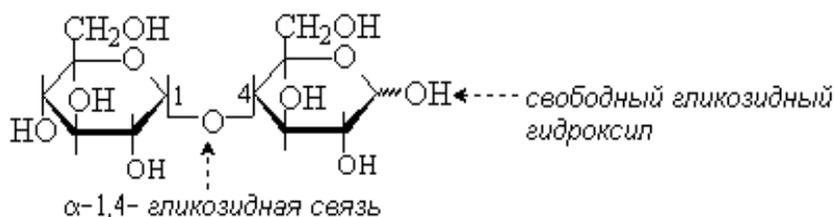


**Лактоза** – молочный сахар. В лактозе аномерная ОН-группа первого углеродного атома остатка D-галактозы связана  $\beta$ -гликозидной связью с четвёртым углеродным атомом D-глюкозы ( $\beta$ -1,4-связь). Лактоза относится к восстанавливающим сахарам.



$\beta$ -D-галактопиранозил-1,4- $\alpha$  (или  $\beta$ )-D-глюкопираноза ( $\alpha$  (или  $\beta$ )-лактоза)

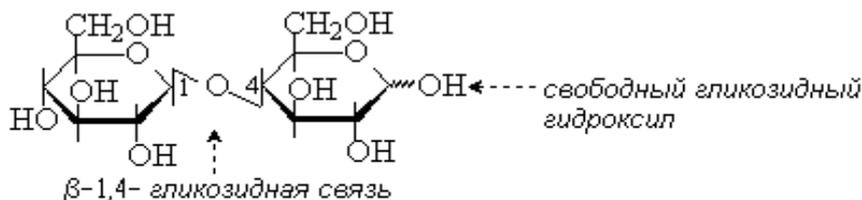
**Мальтоза** поступает с продуктами, содержащими частично гидролизованный крахмал (солодовый сахар) и также образуется при расщеплении крахмала в кишечнике. Состоит из двух остатков D-глюкозы, соединённых  $\alpha$ -1,4-гликозидной связью.



$\alpha$ -D-глюкопиранозил-1,4- $\alpha$  (или  $\beta$ )-D-глюкопираноза ( $\alpha$  (или  $\beta$ )-мальтоза)

**Изомальтоза** - промежуточный продукт, образующийся при расщеплении крахмала в кишечнике. Состоит из двух остатков D-глюкозы, но соединены эти моносахариды  $\alpha$ -1,6-гликозидной связью.

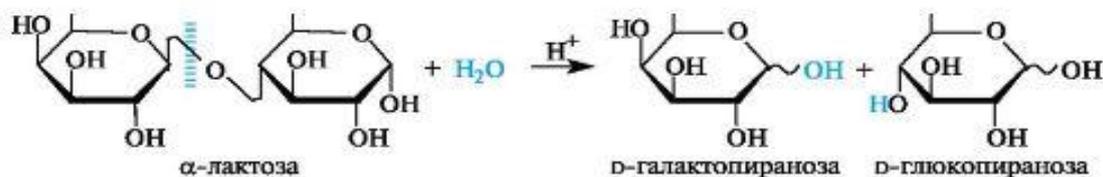
**Целлобиоза** - дисахарид, в котором остатки двух молекул D-глюкопиранозы связаны  $\beta$ (1-4)-гликозидной связью.



$\beta$ -D-глюкопиранозил -1,4-  $\alpha$  (или  $\beta$ )-D-глюкопираноза  
( $\alpha$  (или  $\beta$ )-целлобиоза)

По химической сути олигосахариды являются гликозидами, а восстанавливающие олигосахариды обладают еще и признаками моносахаридов, так как содержат потенциальную альдегидную группу (в открытой форме) и полуацетальный гидроксил. Этим и определяется их химическое поведение. Они вступают во многие реакции, свойственные моносахаридам: образуют сложные эфиры, способны окисляться и восстанавливаться.

Наиболее характерной реакцией дисахаридов является кислотный (ферментативный) гидролиз, приводящий к расщеплению гликозидной связи с образованием моносахаридов:



### 8.5 Особенности полисахаридов

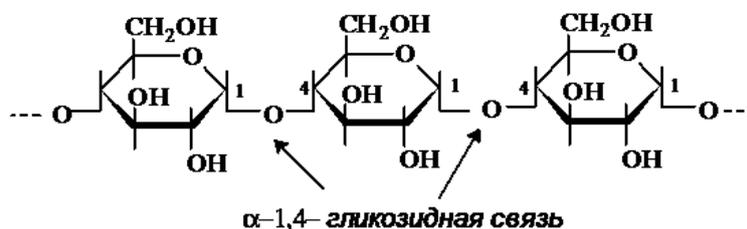
Структурные различия между полисахаридами определяются: строением моносахаридов, составляющих цепь; типом гликозидных связей, соединяющих мономеры в цепи; последовательностью остатков моносахаридов в цепи.

В зависимости от строения остатков моносахаридов полисахариды делят на **гомо-** и **гетерополисахариды**. Оба типа полисахаридов могут иметь как линейное расположение мономеров, так и разветвлённое. В зависимости от выполняемых ими функций делят на 3 основные группы:

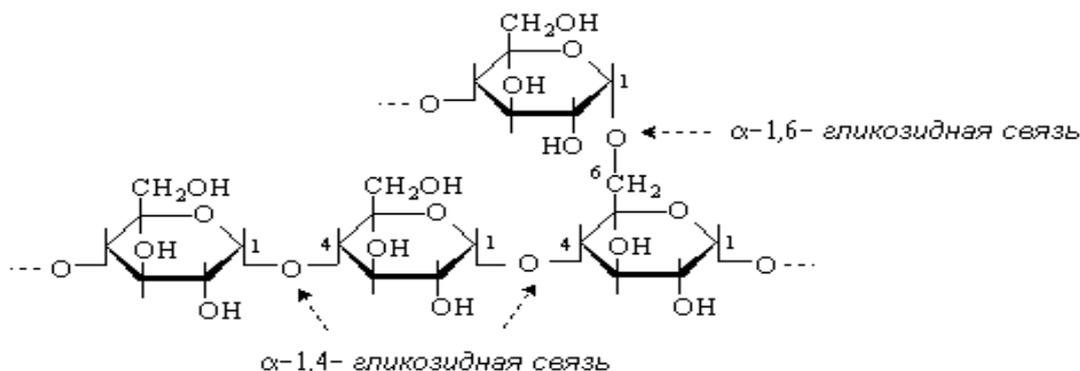
- *резервные полисахариды*, выполняющие энергетическую функцию. Могут накапливаться в клетке: крахмал - в клетках растений, гликоген - в клетках животных;
- *структурные полисахариды* обеспечивают клеткам и органам механическую прочность;
- *полисахариды, входящие в состав межклеточного матрикса*, принимают участие в образовании тканей, а также в пролиферации и дифференцировке клеток.

**Крахмал** - это резервный полисахарид растений, содержащийся в наибольшем количестве (до 45% от массы сухого вещества) в зёрнах злаков. Находится в клетках растений в виде гранул, практически нерастворим в воде.

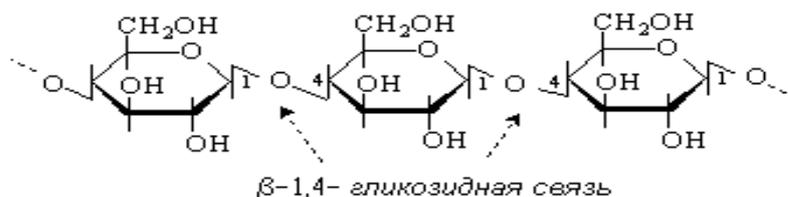
Крахмал - гомогликан, состоит из остатков  $\alpha$ -глюкозы и по типу гликозидных связей, соединяющих мономеры в цепи делит на амилозу и амилопектин. Амилоза - неразветвлённый полисахарид, включающий 200-300 остатков глюкозы, связанных  $\alpha$ -1,4-гликозидной связью. Благодаря  $\alpha$ -конфигурации глюкозного остатка, полисахаридная цепь имеет конформацию спирали.



Амилопектин имеет разветвлённую структуру. В местах ветвления остатки глюкозы соединены  $\alpha$ -1,6-гликозидными связями. Линейные участки содержат примерно 20-25 остатков глюкозы. При этом формируется древовидная структура.



**Целлюлоза** (клетчатка) - основной структурный полисахарид растений. Это линейный гомогликан, построенный из остатков глюкозы, соединённых между собой  $\beta$ -1,4-гликозидными связями. Пищеварительная система человека и моногастричных животных (лошадь) не имеет ферментов, гидролизующих  $\beta$ -связи. Поэтому целлюлоза является балластным веществом и необходима для нормального протекания переваривания.



**Гликоген** - полисахарид животных и человека. В клетках выполняет резервную функцию, но, так как в пище содержится лишь небольшое его количество, он не имеет пищевого значения. Это структурный аналог крахмала, но имеет большую степень ветвления: примерно на каждые 10 остатков глюкозы приходится одна  $\alpha$ -1,6-гликозидная связь.

### Вопросы для самоконтроля

1. Характеристика, классификация и функции углеводов
2. Моносахариды: строение и стереоизомерия
3. Неклассические моносахариды
4. Основные представители олигосахаридов и их свойства
5. Особенности полисахаридов

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

### Основная

1. Биологическая химия [Электронный ресурс]: учебник / А.Д. Таганович [и др.]. – Минск: Вышэйшая школа, 2013. – 672 с. – ISBN 978-985-06-2321-8 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
2. Димитриев, А.Д. Биохимия: учебное пособие / А.Д. Димитриев, Е.Д. Амбросьева. – М.: Дашков и К, 2013. – 168 с. – ISBN 978-5-394-01790-2 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
3. Жимулёв, И.Ф. Общая и молекулярная генетика [Электронный ресурс]: учебное пособие для вузов; доп. УМО / И.Ф. Жимулёв. – Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. – 479 с. – ISBN 978-5-379-00375-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
4. Пинчук, Л.Г. Биохимия: учебное пособие/ Л.Г. Пинчук, Е.П. Зинкевич, С.Б. Гридина; гриф УМО. – Кемерово: Кемеровский технологический институт пищевой промышленности, 2011. – 364 с. – ISBN 978-5-89289-680-1 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
5. Плакунов, В.К. Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В.К. Плакунов, Ю.А. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. – ISBN 978-5-98704-493-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
6. Филиппович, Ю.Б. Биологическая химия: учебное пособие / Ю.Б. Филиппович, Н.И. Ковалевская, Г.А. Севастьянова. – М.: Академия, 2008. – 256 с. – ISBN 978-5-7695-4774-4
7. Щербаков, В.Г. Биохимия: учебник / В.Г. Щербаков, В.Г. Лобанов, Т.Н. Прудникова. – 3-е изд., испр. и доп. – СПб.: ГИОРД, 2009. – 472 с. – ISBN 5-98879-008-9

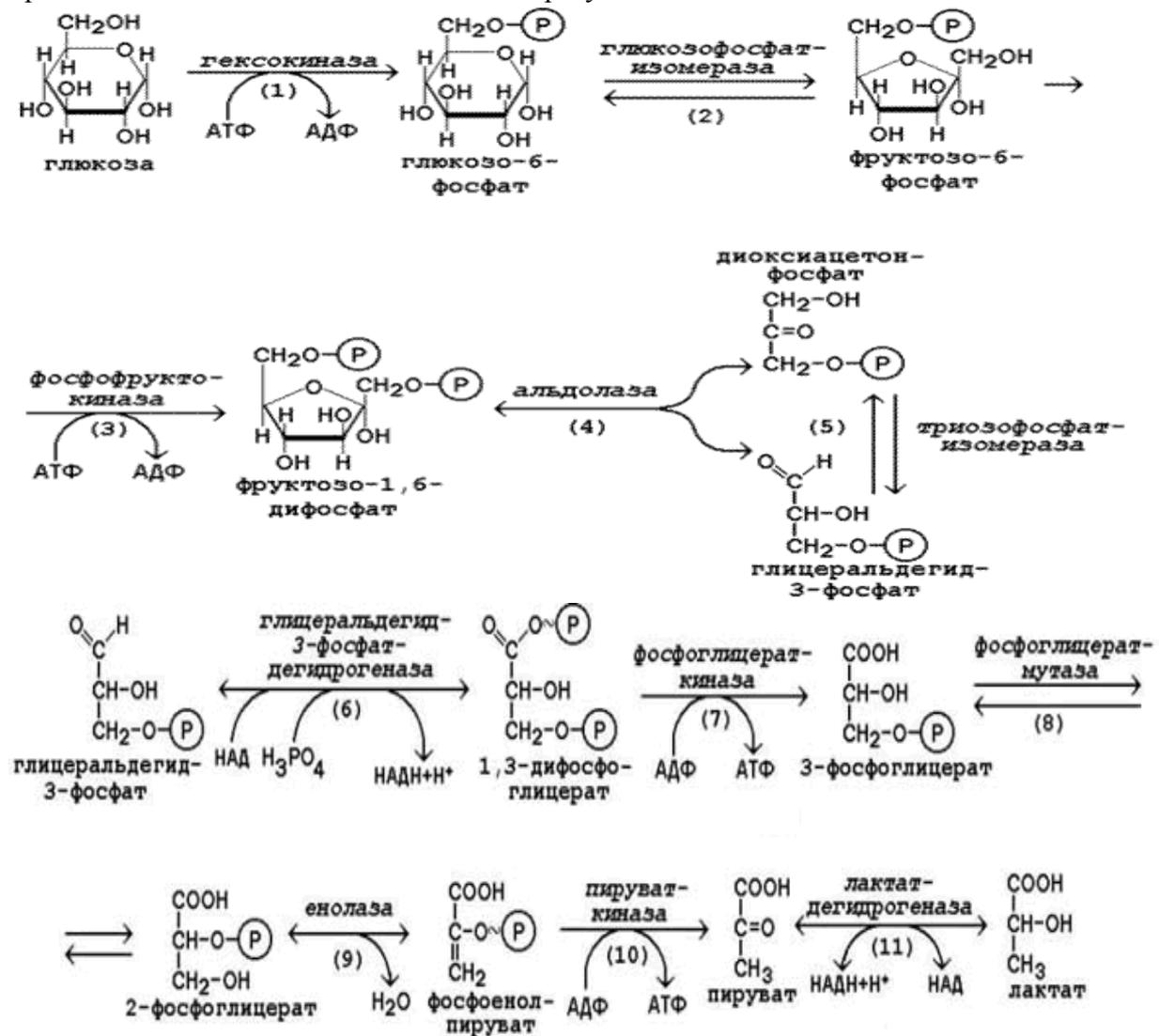
### Дополнительная

1. Березов, Т.Т. Биологическая химия /Т.Т. Березов, Б.Ф. Коровкин. – М.: Медицина, 2002. – 704 с. – ISBN 5-225-02709-1
2. Биологическая безопасность. Термины и определения / Под ред. Г.Г.Онищенко, В.В. Кутырева. – М.: Медицина, 2011. – 151 с. –ISBN 5-225-03558-2
3. Кнорре, Д.Г. Биологическая химия : учебник./Д.Г. Кнорре, С.Д. Мызина – М. : Высшая школа, 2002. – 479 с. – ISBN 5-06-003720-7
4. Комов, В.П. Биохимия: учебник / В.П. Шведова В.Н. Комов. – М. : Дрофа, 2004. – 640 с. – ISBN 5-7107-5613-X
5. Николаев, А.Я. Биологическая химия: учебник / А.Я. Николаев – М. : Высшая школа, 1998. – 496 с. – ISBN 5-89481-027-2
6. Овчинников, Ю.А. Биоорганическая химия / Ю.А.Овчинников – М. : Просвещение, 1987. – 815 с.
7. Осипова, О.В. Биоорганическая химия : Конспект лекций / О.В. Осипова, А.В. Шустов. – М. : Эксмо, 2007. – 192 с. – ISBN 978-5-699-21544-7
8. Строев, Е.А. Биологическая химия : учебник / Е.А.Строев – М. : Высшая школа, 1989. – 479 с.
9. Тюкавкина, Н.А. Биоорганическая химия : учебник / Н.А. Тюкавкина, Ю.И. Бауков, С.Э. Зурабян. – М. : Дрофа, 2010. – 416 с. – ISBN 978-5-9704-2102-4

## Лекция 9 Общая характеристика процессов распада углеводов

### 9.1 Анаэробный распад глюкозы. Реакции. Биологическое значение

**Анаэробный гликолиз** (от греч. *glucys* – сладкий и *lysis* – распад) – сложный ферментативный процесс последовательных превращений глюкозы, протекающий в тканях человека и животных без потребления кислорода. Конечным продуктом этого процесса является молочная кислота и образуется АТФ.



Процессы гликолиза интенсивны в работающей мышечной ткани, за счет энергии гликолиза существуют эритроциты, у которых нет митохондрий и, следовательно, невозможен аэробный распад.

**Биологическое значение:** заключается в образовании богатых энергией фосфатных соединений. На первой стадии затрачивается 2 молекулы АТФ (1 и 3 реакция). На второй стадии образуется 4 АТФ (7 и 10 реакция), таким образом, энергетическая эффективность гликолиза в анаэробных условиях составляет  $4-2=2$  молекулы АТФ на 1 молекулу глюкозы. Известно, что изменение свободной энергии при расщеплении глюкозы до 2 молекул лактата составляет примерно 210 кДж/моль. Некоторое количество энергии ( $\approx 126$  кДж/моль) рассеивается в виде тепла, а  $\approx 84$  кДж/моль

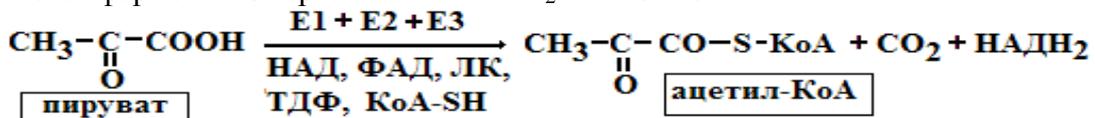
накапливается в форме макроэргических связей АТФ, таким образом, коэффициент полезного действия анаэробного гликолиза = 0,4 (84:210).

### 9.2 Аэробный распад глюкозы (непрямой путь окисления)

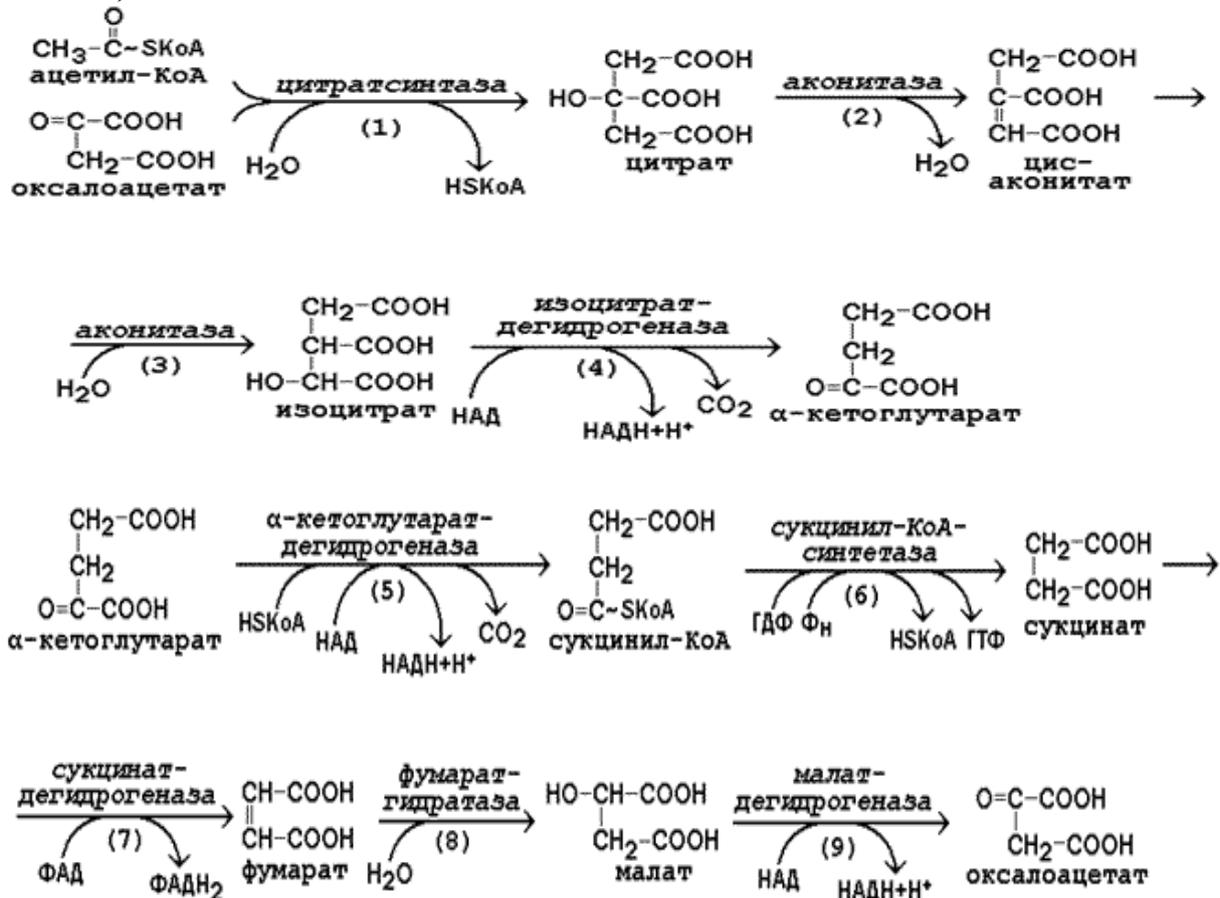
В норме у здоровых животных преобладает аэробный распад глюкозы до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ . Аэробные процессы могут идти прямым (пентозофосфатный путь) или косвенным путем через ЦТК. В последнем сложном процессе можно условно выделить 3 этапа:

**1 этап:** Глюкоза расщепляется до двух молекул ПВК (как и в анаэробном распаде), включает 10 реакций. Затраты в 1 и 3 реакции две молекулы АТФ. Образуется АТФ в 7 и 10 реакции по 2 АТФ, в 6 - 2  $\text{НАД}\cdot\text{H}_2 = 3 \text{ АТФ} \cdot 2 = 6 \text{ АТФ}$ . Выход АТФ = 8 АТФ.

**2 этап:** Окислительное декарбоксилирование пировиноградной кислоты, происходит в несколько стадий при участии сложного пируватдегидрогеназного комплекса фермента. Энергетика:  $2 \text{ НАД}\cdot\text{H}_2 = 2 \times 3 = 6 \text{ АТФ}$ :



**3 этап:** Цикл трикарбоновых кислот (ЦТК, цикл лимонной кислоты или Кребса, 1953г) - это циклический, ферментативный процесс, в ходе которого ацетил-КоА подвергается дальнейшему окислению с образованием  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ . Процесс происходит в митохондриях и характеризуется как общий конечный путь окисления ацетильных групп, в которые превращаются в процессе катаболизма углеводы, жирные кислоты, аминокислоты:



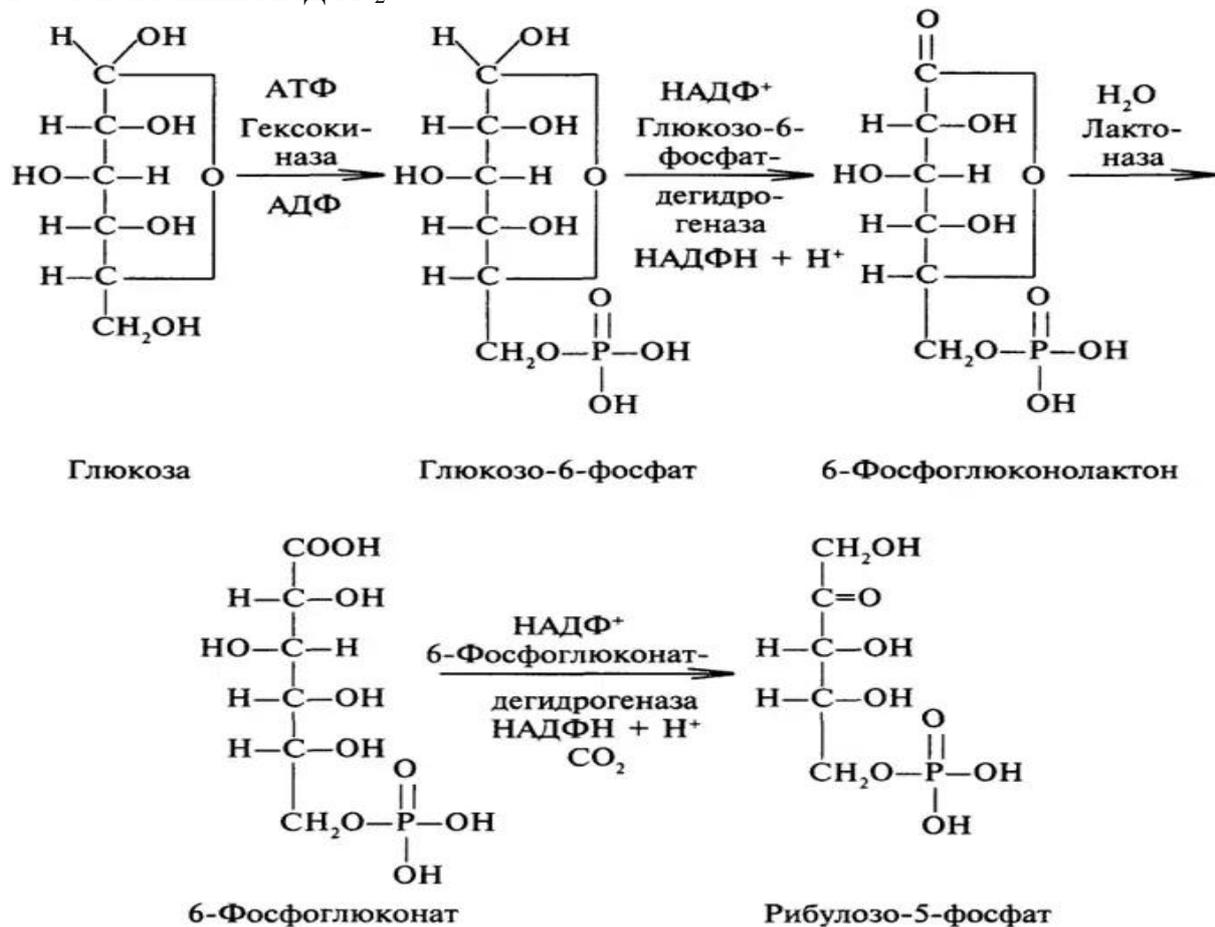
**Энергетика:** Из 1 молекулы ацетил-КоА в ЦТК образуется 12 молекул АТФ, а из 1 молекулы глюкозы образуется 2 ацетил-КоА, следовательно, на 3 этапе аэробного распада из 1 молекулы глюкозы образуется  $2 \cdot 12 = 24$  АТФ.

В процессе аэробного распада 1 молекулы глюкозы образуется  $8+6+24=38$  АТФ - для организма это энергетически выгодный процесс. Итак, высвобождение и запасание энергии составляет биологическую сущность аэробного окисления глюкозы.

### 9.3. Пентозофосфатный путь превращений глюкозы. Реакции. Значение

Пентозофосфатный путь, называемый также гексомонофосфатным шунтом, служит альтернативным (прямым) путём окисления глюкозо-6-фосфата без предварительного ее расщепления на триозы. Ферменты пентозофосфатного пути локализованы в цитозоле. Процесс состоит из 2 фаз:

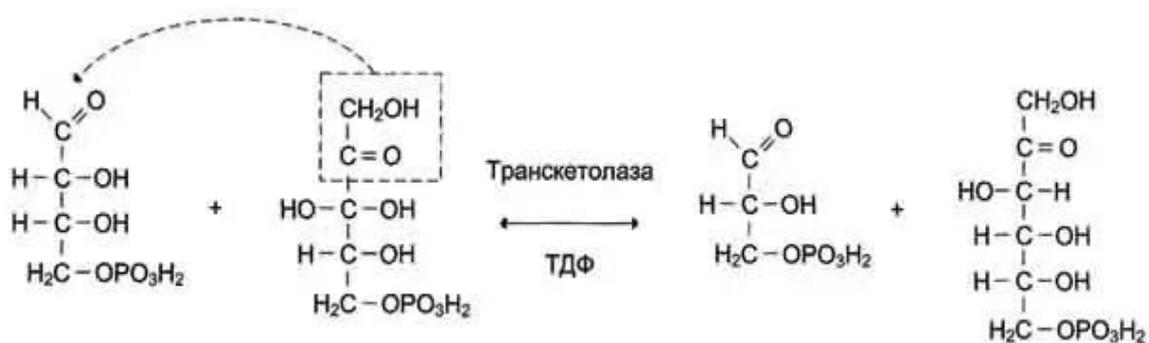
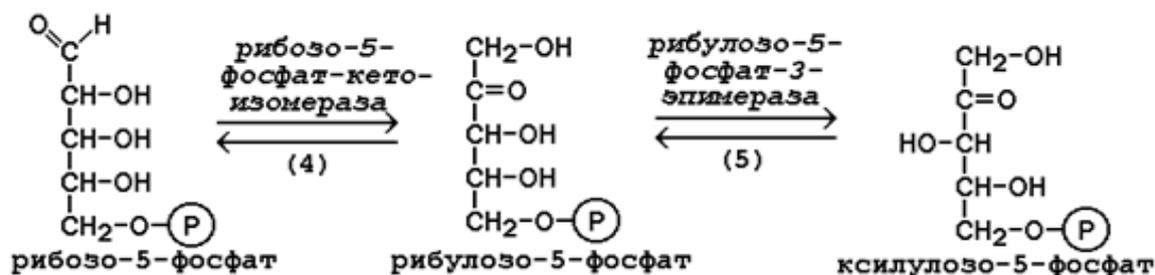
1. **Окислительный этап пентозофосфатного пути.** В окислительной фазе глюкозо-6-фосфат необратимо окисляется в пентозу: рибулозо-5-фосфат, при этом выделяется атомы  $H_2$ , которые захватываются окисленным НАДФ и образуется восстановленный НАДФН<sub>2</sub>:



Потребности клеток в восстановительных (НАДФН) эквивалентах удовлетворяются за счёт пентозофосфатного пути.

2. **Неокислительный этап** включает серию обратимых реакций, в результате которых рибулозо-5-фосфат превращается в рибозо-5-фосфат и ксилулозо-5-фосфат, и далее за счёт переноса углеродных фрагментов в метаболиты гликолиза - фруктозо-6-фосфат и глицеральдегид-3-фосфат. В этих превращениях принимают участие ферменты: эпимераза, изомераза, транскетолаза и трансальдолаза. Этот этап

пентозофосфатного пути не включает реакции дегидрирования и поэтому используется только для синтеза пентоз:



Эритрозо-4-фосфат      Ксилулозо-5-фосфат      Глицероальдегид-3-фосфат      Фруктозо-6-фосфат

**Значение:** Пентозофосфатный путь обеспечивает клетки рибозой для синтеза пуриновых и пиримидиновых нуклеотидов и гидрированным коферментом НАДФН, который используется в восстановительных процессах. Энергия НАДФН преобразуется и сохраняется во вновь синтезированных веществах, например жирных кислотах, высвобождается при их катаболизме и используется клетками.

Наиболее активно пентозофосфатный путь протекает в жировой ткани, печени, коре надпочечников, эритроцитах, молочной железе в период лактации, семенниках.

#### 9.4. Виды брожения углеводов

**Брожение (сбраживание, ферментация)** — процесс анаэробного расщепления углеводов, происходящий под влиянием микроорганизмов или выделенных из них ферментов. В ходе брожения в результате сопряженных окислительно-восстановительных реакций освобождается энергия, необходимая для жизнедеятельности микроорганизмов, и образуются химические соединения, которые микроорганизмы используют для биосинтеза аминокислот, белков, органических кислот, жиров и других компонентов тела. Промежуточные продукты брожения могут использоваться в ходе клеточного дыхания. Одновременно накапливаются конечные продукты брожения. В зависимости от их характера различают брожение спиртовое, молочнокислое, маслянокислое, пропионовокислое, ацетоно-бутиловое, ацетоно-этиловое и др. Характер брожения, его интенсивность, количественные соотношения конечных продуктов, а также направление зависят от особенностей его возбудителя и условий, при которых этот процесс протекает (рН, аэрация, субстрат).

Кроме того, у позвоночных брожение используется как эффективный способ получения энергии во время коротких периодов интенсивной мышечной работы, когда перенос кислорода к мышцам недостаточен для поддержания аэробного метаболизма. В основе многих бродильных процессов лежит универсальная реакция превращения

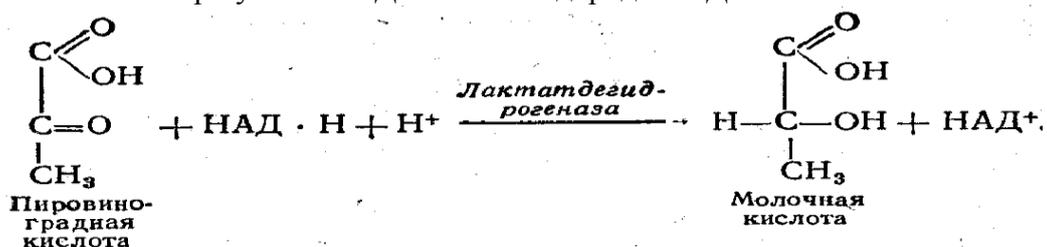
глюкозы в ПВК, из которой синтезируются различные конечные продукты. По метаболиту, образуемому в наибольшем количестве, называют вид брожения.



Механизм реакции: Пируват вначале подвергается декарбоксилированию под влиянием пируватдекарбоксилазы с образованием ацетальдегида, который присоединяет к себе водород, отщепленный от НАДН, восстанавливается в этанол и выделяется  $CO_2$ :



*Молочнокислое брожение* ПВК не декарбоксилируется, а в животных тканях восстанавливается при участии ЛДГ за счет водорода НАДН:



Молочнокислое брожение происходит в мышцах животных, когда потребность в энергии выше, чем обеспечиваемая дыханием, и кровь не успевает доставлять кислород. Организм переходит к этому менее эффективному, но более скоростному методу производства АТФ в условиях недостатка кислорода. Затем печень избавляется от излишнего лактата, преобразуя его обратно в важное промежуточное звено гликолиза — пируват.



Существуют и другие виды брожения, конечными продуктами при этом могут являться пропионовая, масляная, янтарная кислоты и другие соединения

### Вопросы для самоконтроля

1. Анаэробный распад глюкозы. Реакции. Биологическое значение
2. Аэробный распад глюкозы (непрямой путь окисления)
3. Пентозофосфатный путь превращений глюкозы. Реакции. Значение
4. Виды брожения углеводов

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### Основная

1. Биологическая химия [Электронный ресурс]: учебник / А.Д. Таганович [и др.]. – Минск: Вышэйшая школа, 2013. – 672 с. – ISBN 978-985-06-2321-8 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
2. Димитриев, А.Д. Биохимия: учебное пособие / А.Д. Димитриев, Е.Д. Амбросьева. – М.:

Дашков и К, 2013. – 168 с. – ISBN 978-5-394-01790-2 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks

3. Жимулёв, И.Ф. Общая и молекулярная генетика [Электронный ресурс]: учебное пособие для вузов; доп. УМО / И.Ф. Жимулёв. – Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. – 479 с. – ISBN 978-5-379-00375-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks

4. Пинчук, Л.Г. Биохимия: учебное пособие/ Л.Г. Пинчук, Е.П. Зинкевич, С.Б. Гридина; гриф УМО. – Кемерово: Кемеровский технологический институт пищевой промышленности, 2011. – 364 с. – ISBN 978-5-89289-680-1 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks

5. Плакунов, В.К. Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В.К. Плакунов, ЮА. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. – ISBN 978-5-98704-493-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks

6. Филиппович, Ю.Б. Биологическая химия: учебное пособие / Ю.Б. Филиппович, Н.И. Ковалевская, Г.А. Севастьянова. – М.: Академия, 2008. – 256 с. – ISBN 978-5-7695-4774-4

7. Щербаков, В.Г. Биохимия: учебник / В.Г. Щербаков, В.Г. Лобанов, Т.Н. Прудникова. – 3-е изд., испр. и доп. – СПб.: ГИОРД, 2009. – 472 с. – ISBN 5-98879-008-9

#### *Дополнительная*

1. Березов, Т.Т. Биологическая химия /Т.Т. Березов, Б.Ф. Коровкин. – М.: Медицина, 2002. – 704 с. – ISBN 5-225-02709-1

2. Биологическая безопасность. Термины и определения / Под ред. Г.Г.Онищенко, В.В. Кутырева. – М.: Медицина, 2011. – 151 с. –ISBN 5-225-03558-2

3. Кнорре, Д.Г. Биологическая химия : учебник./Д.Г. Кнорре, С.Д. Мызина – М. : Высшая школа, 2002. – 479 с. – ISBN 5-06-003720-7

4. Комов, В.П. Биохимия: учебник / В.П. Шведова В.Н. Комов. – М. : Дрофа, 2004. – 640 с. – ISBN 5-7107-5613-X

5. Николаев, А.Я. Биологическая химия: учебник / А.Я. Николаев – М. : Высшая школа, 1998. – 496 с. – ISBN 5-89481-027-2

6. Овчинников, Ю.А. Биоорганическая химия / Ю.А.Овчинников – М. : Просвещение, 1987. – 815 с.

7. Осипова, О.В. Биоорганическая химия : Конспект лекций / О.В. Осипова, А.В. Шустов. – М. : Эксмо, 2007. – 192 с. – ISBN 978-5-699-21544-7

8. Строев, Е.А. Биологическая химия : учебник / Е.А.Строев – М. : Высшая школа, 1989. – 479 с.

9. Тюкавкина, Н.А. Биоорганическая химия : учебник / Н.А. Тюкавкина, Ю.И. Бауков, С.Э. Зурабян. – М. : Дрофа, 2010. – 416 с. – ISBN 978-5-9704-2102-4

## Лекция 10 ЛИПОЛИЗ

### 10.1 Метаболизм липидов

Обмен липидов включает следующие основные процессы:

1. *Переваривание и всасывание.*

2. *Внутриклеточный обмен.* Синтез жиров из глицерина и высших жирных кислот (ВЖК) начинается в печени с участием ферментов. Если в печени находится недостаточное количество аминокислот (метионина, цистеина, серина), которые являются важными компонентами для образования лецитина и кефалина, то жиры откладываются в печени, начинается процесс её жирового перерождения (при норме 3-5% жира откладывается 15-20%).

В плазме крови транспортом жиров из печени в периферические части органов и тканей являются хиломикроны, там начинается процесс распада и окисления продуктов гидролиза (глицерина и ВЖК). Важное значение в обмене также имеет холестерин, который поступает в организм с животными жирами.

3. *Образование конечных продуктов* жирового обмена:  $H_2O$ ,  $CO_2$ , низкомолекулярные жирные кислоты, кетоновые тела.

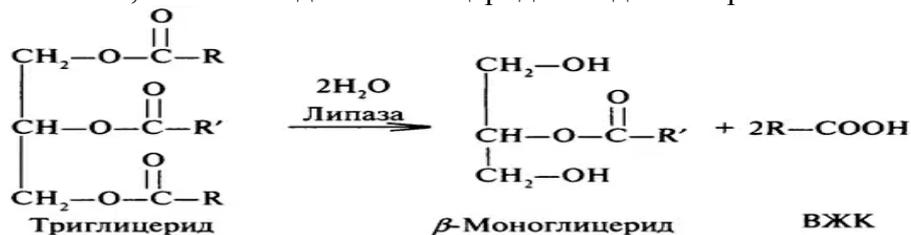
### 10.2. Переваривание и всасывание жиров в ЖКТ

Для переваривания липидов в желудочно-кишечном тракте необходимы:

1. Липолитические ферменты (липаза) и оптимальные условия для ферментативной её деятельности (рН – 7,8-8,2).

2. Эмульгаторы – желчные кислоты - вещества, снижающие поверхностное натяжение и препятствующие склеиванию частиц жира. Расщеплению подвергаются только эмульгированные жиры.

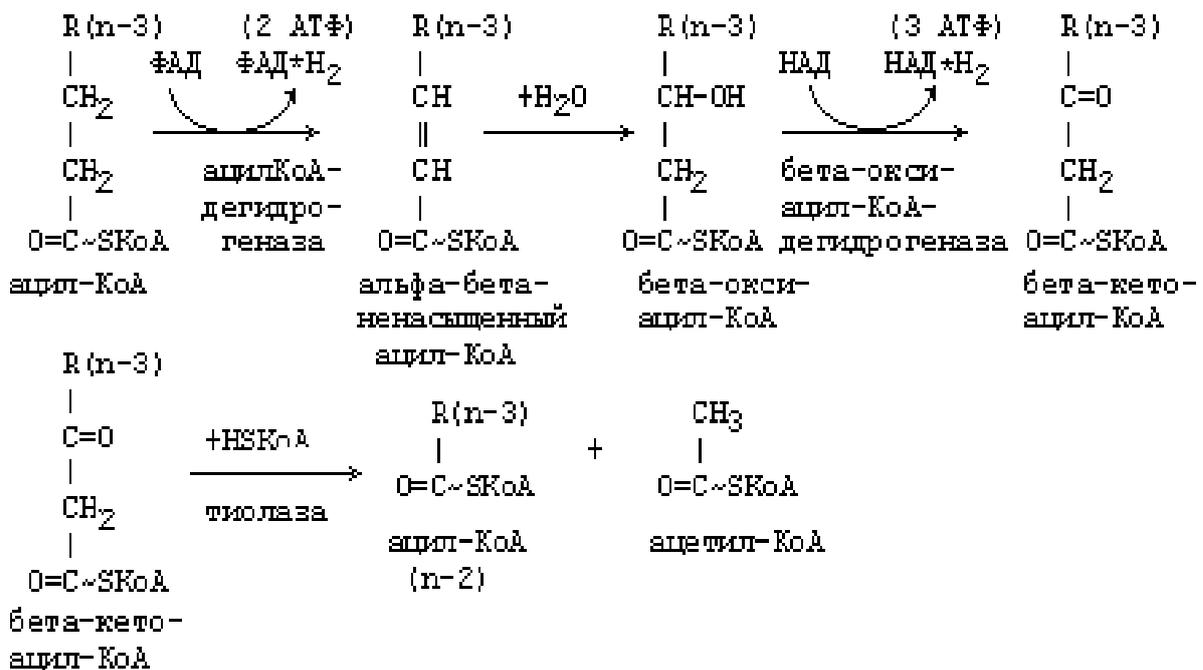
В ротовой полости и желудке переваривание жиров не происходит, т.к. здесь нет липолитических ферментов. Основное место переваривания жиров - тонкий кишечник. Поджелудочная железа и клетки слизистой оболочки кишечника секретируют большую группу липолитических ферментов, а слабощелочная среда обеспечивает их высокую активность. Под действием перистальтики кишечника, эмульгатора – *желчи* и фермента – *липазы* жиры гидролизуются (40%) до глицерина, ВЖК, холина, коламина и фосфорной кислоты, а 50-57% - до моноглицеридов с одной жирной кислотой.



Кроме того, в поджелудочном соке содержатся эстеразы, которые гидролизуют жиры с короткими углеродными цепочками. Оставшееся количество жиров либо всасывается в тонком кишечнике (если размер жировых капель не превышает 0,5нм.) и с током крови эти компоненты разносятся по организму. Либо поступают в толстую кишку и выводятся с калом.

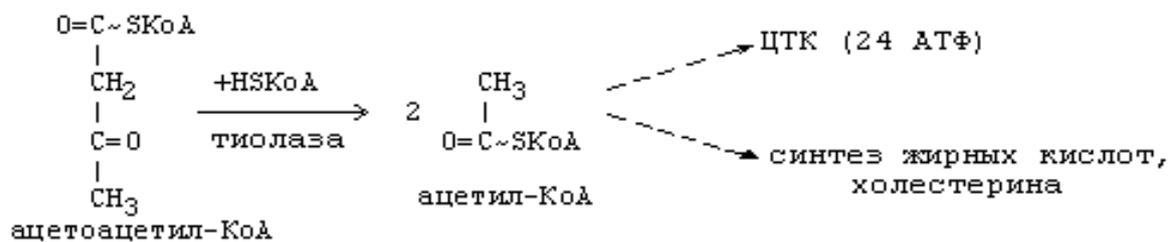
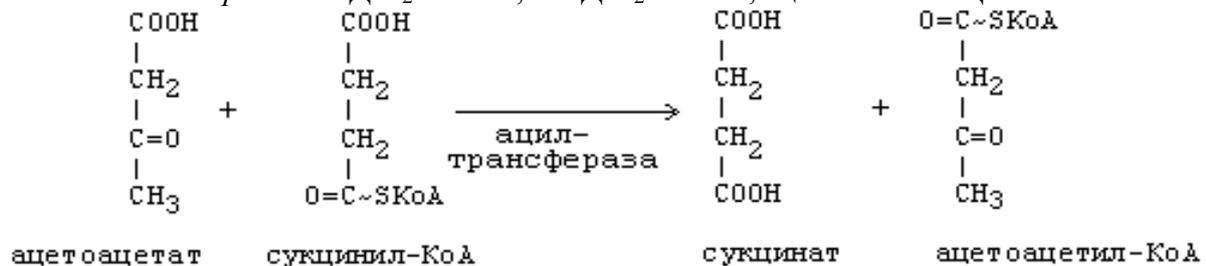
*Механизм действия жёлчных кислот:* в просвете кишечника желчные кислоты соединяются в мицеллы – мелкие капельки, наружная часть которых образована гидрофильными частицами этих кислот, а внутренняя часть – гидрофобными. Жирные кислоты, образованные при распаде жиров, холестерин и другие жирорастворимые





Далее ацетил-КоА, подвергается окислению в ЦКТ, а ацил-КоА, укоротившийся на 2 углеродных атома, снова многократно проходит весь путь окисления кислот до образования бутирил-КоА (CH<sub>3</sub>-CO-CH<sub>2</sub>-CO~SKoA), который окисляется до двух молекул ацетил-КоА.

*Баланс энергии:* НАД.Н<sub>2</sub>=3АТФ; ФАД.Н<sub>2</sub>=2АТФ; ацетил-КоА в ЦКТ=12 АТФ.



Другими словами, при окислении жирной кислоты содержащей **n** углеродных атомов, происходит **[n/2-1]** циклов β-окисления, т.е. на 1 цикл меньше, чем **n/2**, т.к. при окислении бутирил-КоА происходит образование 2 молекул ацетил-КоА, а не 1, как в предыдущих.

Например, суммарное уравнение β-окисления, пальмитоил-КоА (16:2-1=7 циклов) может быть представлено таким образом:



Следовательно, при полном окислении пальмитиновой кислоты образуется: 8•12+7•2 + 7•3 = 96+14+21 = 131 АТФ. Однако, с учетом 1 молекулы АТФ потраченной

в самом начале на образование активной формы пальмитиновой кислоты, общий выход энергии:  $131-1=130$  АТФ.

Во многих тканях окисление жирных кислот - важный источник энергии. Это ткани с высокой активностью ферментов ЦТК и дыхательной цепи: клетки красных скелетных мышц, сердечная мышца, почки. Эритроциты, в которых отсутствуют митохондрии, не могут окислять жирные кислоты. Жирные кислоты не служат источником энергии для мозга и других нервных тканей, так как жирные кислоты не проходят через гематоэнцефалический барьер, как и другие гидрофобные вещества.

### Вопросы для самоконтроля

1. Метаболизм липидов
2. Переваривание и всасывание жиров в ЖКТ
3. Промежуточный обмен:  $\beta$ -окисление жирных кислот

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### Основная

1. Биологическая химия [Электронный ресурс]: учебник / А.Д. Таганович [и др.]. – Минск: Вышэйшая школа, 2013. – 672 с. – ISBN 978-985-06-2321-8 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
2. Димитриев, А.Д. Биохимия: учебное пособие / А.Д. Димитриев, Е.Д. Амбросьева. – М.: Дашков и К, 2013. – 168 с. – ISBN 978-5-394-01790-2 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
3. Жимулёв, И.Ф. Общая и молекулярная генетика [Электронный ресурс]: учебное пособие для вузов; доп. УМО / И.Ф. Жимулёв. – Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. – 479 с. – ISBN 978-5-379-00375-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
4. Пинчук, Л.Г. Биохимия: учебное пособие/ Л.Г. Пинчук, Е.П. Зинкевич, С.Б. Гридина; гриф УМО. – Кемерово: Кемеровский технологический институт пищевой промышленности, 2011. – 364 с. – ISBN 978-5-89289-680-1 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
5. Плакунов, В.К. Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В.К. Плакунов, Ю.А. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. – ISBN 978-5-98704-493-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
6. Филлипович, Ю.Б. Биологическая химия: учебное пособие / Ю.Б. Филиппович, Н.И. Ковалевская, Г.А. Севастьянова. – М.: Академия, 2008. – 256 с. – ISBN 978-5-7695-4774-4
7. Щербаков, В.Г. Биохимия: учебник / В.Г. Щербаков, В.Г. Лобанов, Т.Н. Прудникова. – 3-е изд., испр. и доп. – СПб.: ГИОРД, 2009. – 472 с. – ISBN 5-98879-008-9

#### Дополнительная

1. Березов, Т.Т. Биологическая химия /Т.Т. Березов, Б.Ф. Коровкин. – М.: Медицина, 2002. – 704 с. – ISBN 5-225-02709-1
2. Биологическая безопасность. Термины и определения / Под ред. Г.Г.Онищенко, В.В. Кутырева. – М.: Медицина, 2011. – 151 с. –ISBN 5-225-03558-2
3. Кнорре, Д.Г. Биологическая химия : учебник./Д.Г. Кнорре, С.Д. Мызина – М. : Высшая школа, 2002. – 479 с. – ISBN 5-06-003720-7
4. Комов, В.П. Биохимия: учебник / В.П. Шведова В.Н. Комов. – М. : Дрофа, 2004. – 640 с. – ISBN 5-7107-5613-X
5. Николаев, А.Я. Биологическая химия: учебник / А.Я. Николаев – М. : Высшая школа, 1998. – 496 с. – ISBN 5-89481-027-2
6. Овчинников, Ю.А. Биоорганическая химия / Ю.А.Овчинников – М. : Просвещение, 1987.

– 815 с.

7. Осипова, О.В. Биоорганическая химия : Конспект лекций / О.В. Осипова, А.В. Шустов. – М. : Эксмо, 2007. – 192 с. – ISBN 978-5-699-21544-7

8. Строев, Е.А. Биологическая химия : учебник / Е.А. Строев – М. : Высшая школа, 1989. – 479 с.

9. Тюкавкина, Н.А. Биоорганическая химия : учебник / Н.А. Тюкавкина, Ю.И. Бауков, С.Э. Зурабян. – М. : Дрофа, 2010. – 416 с. – ISBN 978-5-9704-2102-4

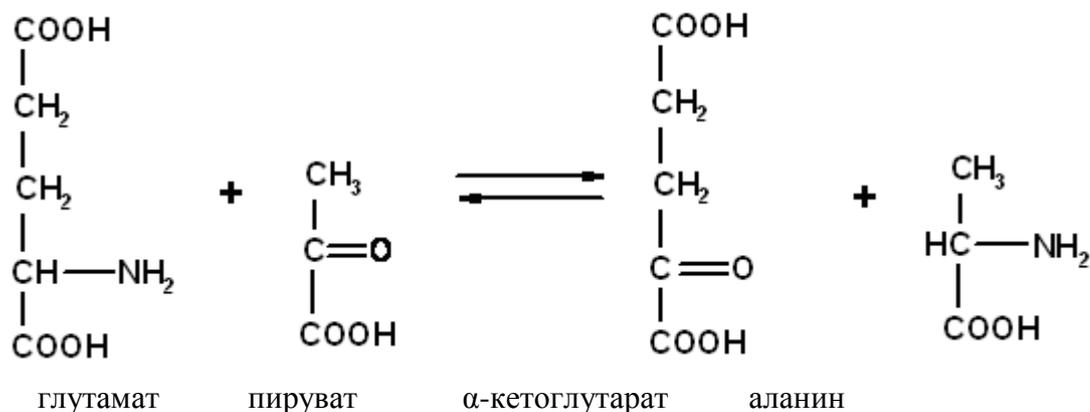
## Лекция 11

### Общие пути обмена аминокислот

#### 11.1 Трансаминирование аминокислот

К общим путям превращения аминокислот относят реакции: дезаминирования, трансаминирования, декарбоксилирования, биосинтеза и рацемизации. Из этих путей превращения, реакции рацемизации характерны только для микроорганизмов. Биологическая роль рацемаз бактерий сводится к синтезу D-изомеров аминокислот, необходимых для построения клеточной стенки.

Процесс переноса аминогруппы аминокислоты на кетокислоту с образованием новой amino- и кетокислоты без выделения высокотоксического аммиака получил название трансаминирования. Он открыт в 1937г А.Е.Браунштейном и М.Г.Крицман:



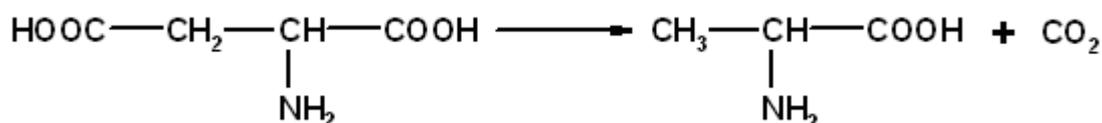
Установлено, что α-аминогруппа обычно переносится к α-углеродному атому одной из трех кетокислот: пировиноградной, щавелевоуксусной (оксалоацетат) или α-кетоглутаровой. Реакции трансаминирования катализируются специальными трансаминазами или аминотрансферазами. Ферменты содержатся у млекопитающих как в цитоплазме, так и в митохондриях. Коферментом трансаминаз является пиридоксальфосфат (витамин В<sub>6</sub>). В клинике наибольшее диагностическое значение имеет определение активности аспартатаминотрансферазы (АСТ) и аланинаминотрансферазы (АЛТ). Так, например, активность АЛТ увеличивается пропорционально величине некроза сердечной мышцы. Активность фермента начинает возрастать через 6-12 часов после возникновения инфаркта, достигает максимума через 24-48 часов и возвращается к норме через 5-6 дней. При заболеваниях печени значительно изменяется активность АЛТ. Она увеличивается при инфекционном гепатите (к 6-10 дню) и не изменяется при механических желтухах. Активность АЛТ возрастает при метастазах злокачественных опухолей в печень и у лиц, работающих с органическими растворителями (хлороформ, четыреххлористый углерод). Подобные сдвиги трансаминаз позволили вывести де Ритису специальный коэффициент АСТ/АЛТ. В норме он равен 1,33; при гепатитах коэффициент снижается до 0,6, а при инфаркте миокарда оказывается равным 2,0 и выше. Однако следует подчеркнуть, что специфичность изменений этих трансаминаз невелика. Так, активность их может увеличиваться при гемолитических анемиях, панкреатитах, отравлениях и др.

## 11.2 Декарбокислирование аминокислот

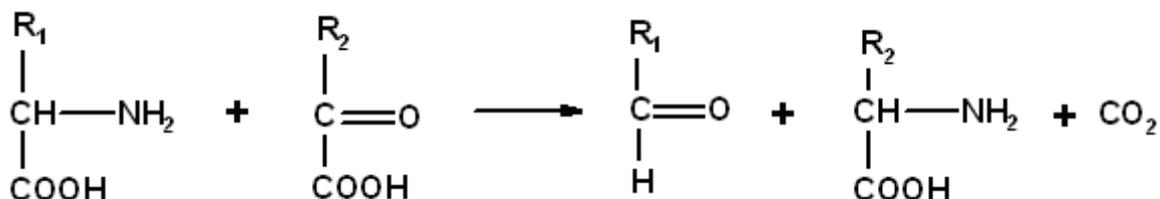
Процесс отщепления карбоксильной группы в виде диоксида углерода получил название декарбокислирования. Этот процесс имеет меньшее распространение, но не значение, по сравнению с другими превращениями аминокислот. Известно четыре типа декарбокислирования аминокислот, которые возможны в живых организмах:

1.  $\alpha$ -Декарбокислирование, характерно для тканей животных, при этом от аминокислот отщепляется карбоксильная группа, стоящая по соседству с  $\alpha$ -углеродным атомом.

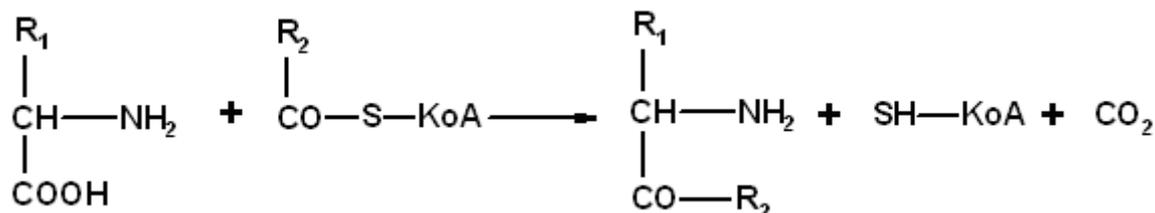
2.  $\omega$ -Декарбокислирование, свойственное микроорганизмам. Например, из аспарагиновой кислоты этим путем образуется  $\alpha$ -аланин:



3. Декарбокислирование, связанное с реакцией трансминирования:



4. Декарбокислирование, связанное с реакцией конденсации двух молекул:



### Вопросы для самоконтроля

1. Трансаминирование аминокислот
2. Декарбокислирование аминокислот

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### Основная

1. Биологическая химия [Электронный ресурс]: учебник / А.Д. Таганович [и др.]. – Минск: Вышэйшая школа, 2013. – 672 с. – ISBN 978-985-06-2321-8 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
2. Димитриев, А.Д. Биохимия: учебное пособие / А.Д. Димитриев, Е.Д. Амбросьева. – М.: Дашков и К, 2013. – 168 с. – ISBN 978-5-394-01790-2 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
3. Жимулёв, И.Ф. Общая и молекулярная генетика [Электронный ресурс]: учебное пособие для вузов; доп. УМО / И.Ф. Жимулёв. – Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. – 479 с. – ISBN 978-5-379-00375-3 // Доступ с сайта научной библиотеки

СГАУ – ЭБС IPRbooks

4. Пинчук, Л.Г. Биохимия: учебное пособие/ Л.Г. Пинчук, Е.П. Зинкевич, С.Б. Гридина; гриф УМО. – Кемерово: Кемеровский технологический институт пищевой промышленности, 2011. – 364 с. – ISBN 978-5-89289-680-1 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks

5. Плакунов, В.К. Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В.К. Плакунов, Ю.А. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. – ISBN 978-5-98704-493-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks

6. Филлипович, Ю.Б. Биологическая химия: учебное пособие / Ю.Б. Филиппович, Н.И. Ковалевская, Г.А. Севастьянова. – М.: Академия, 2008. – 256 с. – ISBN 978-5-7695-4774-4

7. Щербаков, В.Г. Биохимия: учебник / В.Г. Щербаков, В.Г. Лобанов, Т.Н. Прудникова. – 3-е изд., испр. и доп. – СПб.: ГИОРД, 2009. – 472 с. – ISBN 5-98879-008-9

*Дополнительная*

1. Березов, Т.Т. Биологическая химия /Т.Т. Березов, Б.Ф. Коровкин. – М.: Медицина, 2002. – 704 с. – ISBN 5-225-02709-1

2. Биологическая безопасность. Термины и определения / Под ред. Г.Г.Онищенко, В.В. Кутырева. – М.: Медицина, 2011. – 151 с. –ISBN 5-225-03558-2

3. Кнорре, Д.Г. Биологическая химия : учебник./Д.Г. Кнорре, С.Д. Мызина – М. : Высшая школа, 2002. – 479 с. – ISBN 5-06-003720-7

4. Комов, В.П. Биохимия: учебник / В.П. Шведова В.Н. Комов. – М. : Дрофа, 2004. – 640 с. – ISBN 5-7107-5613-X

5. Николаев, А.Я. Биологическая химия: учебник / А.Я. Николаев – М. : Высшая школа, 1998. – 496 с. – ISBN 5-89481-027-2

6. Овчинников, Ю.А. Биоорганическая химия / Ю.А.Овчинников – М. : Просвещение, 1987. – 815 с.

7. Осипова, О.В. Биоорганическая химия : Конспект лекций / О.В. Осипова, А.В. Шустов. – М. : Эксмо, 2007. – 192 с. – ISBN 978-5-699-21544-7

8. Строев, Е.А. Биологическая химия : учебник / Е.А.Строев – М. : Высшая школа, 1989. – 479 с.

9. Тюкавкина, Н.А. Биоорганическая химия : учебник / Н.А. Тюкавкина, Ю.И. Бауков, С.Э. Зурабян. – М. : Дрофа, 2010. – 416 с. – ISBN 978-5-9704-2102-4

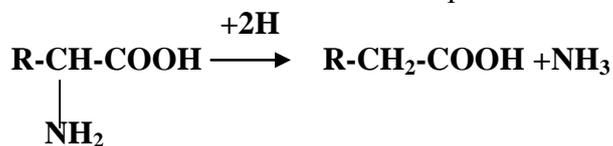
## Лекция 12 Биохимия распада аминокислот

### 12.1 Виды дезаминирования аминокислот

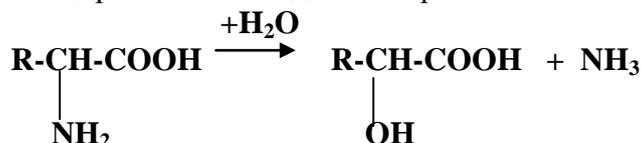
У млекопитающих и человека распад аминокислот происходит в основном в печени и почках; в этом отношении скелетные мышцы мало активны. Судьба  $\alpha$ -аминогрупп аминокислот у поз-воночных практически одинакова  $\alpha$ -аминный азот выводится из организма в виде мочевины, аммиака или мочевой кислоты.

Отщепление аминогруппы происходит, как правило, на первой стадии катаболизма. Этот процесс называется дезаминированием; различают следующие его виды: восстановительное (встречается у анаэробных микроорганизмов), гидролитическое (обнаружено у плесеней, бактерий, в отношении ароматических аминокислот у животных), внутримолекулярное (характерно для растений, микроорганизмов, у животных так дезаминируется гистидин), окислительное (наблюдается у животных и человека):

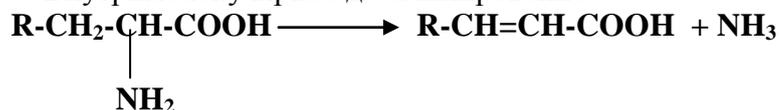
1. Восстановительное дезаминирование



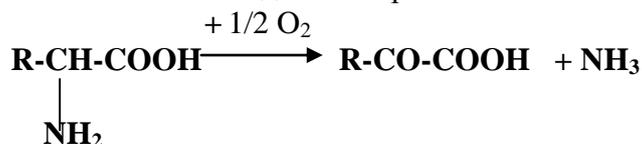
2. Гидролитическое дезаминирование



3. Внутримолекулярное дезаминирование



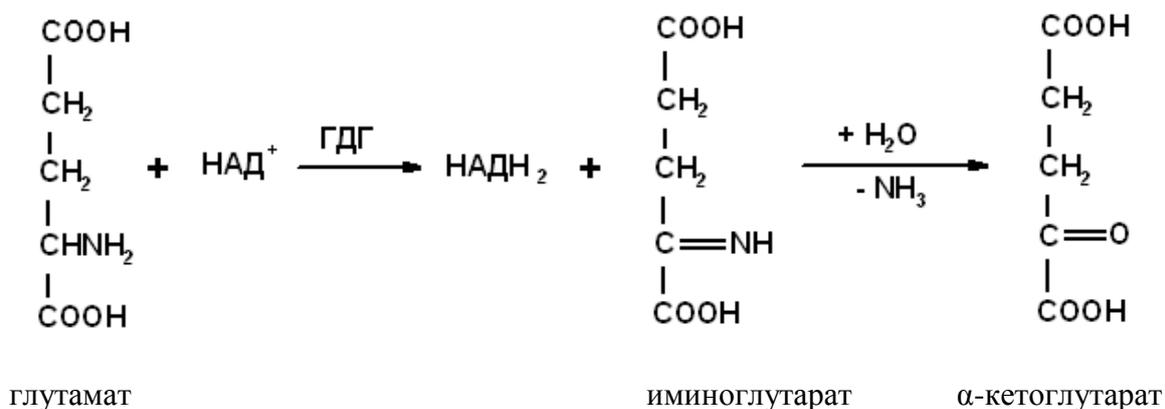
4. Окислительное дезаминирование



В процессе дезаминирования образуются насыщенные и ненасыщенные жирные кислоты, кето- и оксикислоты, которые затем поступают в соответствующие циклы или цепи биохимических реакций. Кроме того, при катаболизме аминокислот постоянно образуется аммиак.

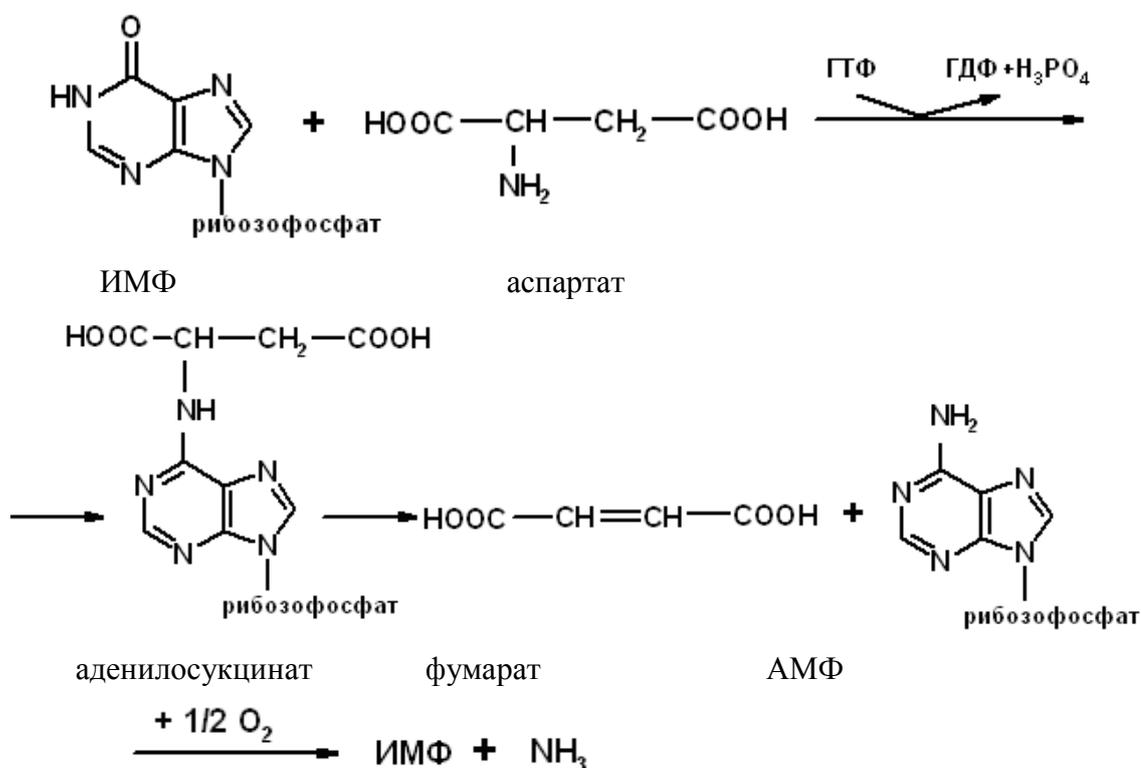
Окислительное дезаминирование аминокислот играет главную роль в организме животных и человека, поставляя кетокислоты, из которых затем могут синтезироваться заменимые аминокислоты и другие соединения. Однако скорость этого процесса, связанная с присоединением кислорода, видимо, незначительна, т.к. ферменты, катализирующие окисление аминокислот (оксидазы L-аминокислот), имеют очень низкую активность. Доминирующий удельный вес у млекопитающих имеет дезаминирование аминокислот, связанное с отщеплением водорода. Напомним, что

окисление это либо присоединение кислорода, либо отнятие атомов водорода. В организме для этого имеется мощный фермент с высокой каталитической активностью. Это глутаматдегидрогеназа (ГДГ), фермент аллостеричен, состоит из нес-кольких (12-24) одинаковых субъединиц, молекулярная масса его 280000. Исходя из механизма действия ГДГ, реакции окислительного дезаминирования представляют в следующем общем виде:



Далее с помощью радиоактивной метки показано, что аминокруппы различных аминокислот оказываются в конечном счете α-аминогруппами L-глутаминовой кислоты, которая уже легко окислительно дезаминируется под влиянием глутаматдегидрогеназы с образованием кетокислоты и иона аммония.

Известен еще один путь непрямого дезаминирования аминокислот. При этом аминокруппа с аспартата переносится на инозиновую кислоту (ИМФ) с образованием АМФ который затем дезаминируется, превращаясь снова в ИМФ и свободный аммиак:



## Вопросы для самоконтроля

1. Виды дезаминирования аминокислот: окислительное, внутримолекулярное
2. Виды дезаминирования аминокислот: гидролитическое, восстановительное

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

### Основная

1. Биологическая химия [Электронный ресурс]: учебник / А.Д. Таганович [и др.]. – Минск: Вышэйшая школа, 2013. – 672 с. – ISBN 978-985-06-2321-8 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
2. Димитриев, А.Д. Биохимия: учебное пособие / А.Д. Димитриев, Е.Д. Амбросьева. – М.: Дашков и К, 2013. – 168 с. – ISBN 978-5-394-01790-2 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
3. Жимулёв, И.Ф. Общая и молекулярная генетика [Электронный ресурс]: учебное пособие для вузов; доп. УМО / И.Ф. Жимулёв. – Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. – 479 с. – ISBN 978-5-379-00375-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
4. Пинчук, Л.Г. Биохимия: учебное пособие / Л.Г. Пинчук, Е.П. Зинкевич, С.Б. Гридина; гриф УМО. – Кемерово: Кемеровский технологический институт пищевой промышленности, 2011. – 364 с. – ISBN 978-5-89289-680-1 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
5. Плакунов, В.К. Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В.К. Плакунов, Ю.А. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. – ISBN 978-5-98704-493-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
6. Филиппович, Ю.Б. Биологическая химия: учебное пособие / Ю.Б. Филиппович, Н.И. Ковалевская, Г.А. Севастьянова. – М.: Академия, 2008. – 256 с. – ISBN 978-5-7695-4774-4
7. Щербаков, В.Г. Биохимия: учебник / В.Г. Щербаков, В.Г. Лобанов, Т.Н. Прудникова. – 3-е изд., испр. и доп. – СПб.: ГИОРД, 2009. – 472 с. – ISBN 5-98879-008-9

### Дополнительная

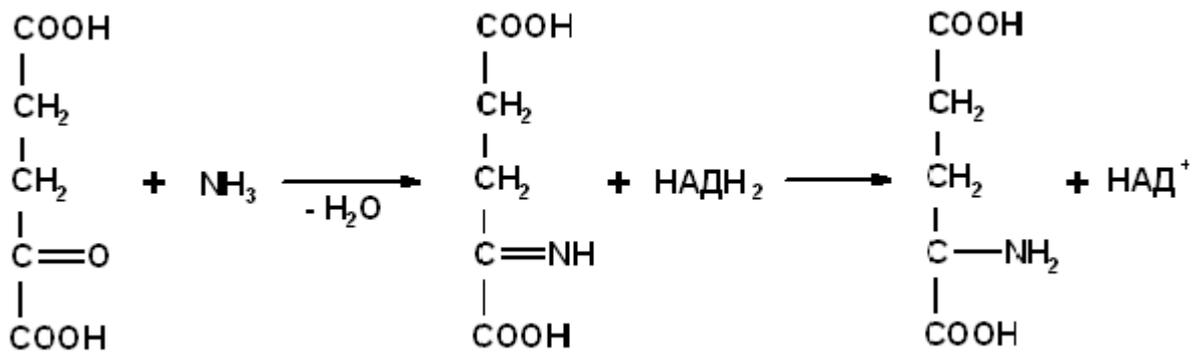
1. Березов, Т.Т. Биологическая химия / Т.Т. Березов, Б.Ф. Коровкин. – М.: Медицина, 2002. – 704 с. – ISBN 5-225-02709-1
2. Биологическая безопасность. Термины и определения / Под ред. Г.Г.Онищенко, В.В. Кутырева. – М.: Медицина, 2011. – 151 с. – ISBN 5-225-03558-2
3. Кнорре, Д.Г. Биологическая химия : учебник./Д.Г. Кнорре, С.Д. Мызина – М. : Высшая школа, 2002. – 479 с. – ISBN 5-06-003720-7
4. [Комов, В.П.](#) Биохимия: учебник / В.П. Шведова В.Н. Комов. – М. : Дрофа, 2004. – 640 с. – ISBN 5-7107-5613-X
5. Николаев, А.Я. Биологическая химия: учебник / А.Я. Николаев – М. : Высшая школа, 1998. – 496 с. – ISBN 5-89481-027-2
6. Овчинников, Ю.А. Биоорганическая химия / Ю.А.Овчинников – М. : Просвещение, 1987. – 815 с.
7. Осипова, О.В. Биоорганическая химия : Конспект лекций / О.В. Осипова, А.В. Шустов. – М. : Эксмо, 2007. – 192 с. – ISBN 978-5-699-21544-7
8. Строев, Е.А. Биологическая химия : учебник / Е.А.Строев – М. : Высшая школа, 1989. – 479 с.
9. Тюкавкина, Н.А. Биоорганическая химия : учебник / Н.А. Тюкавкина, Ю.И. Бауков, С.Э. Зурабян. – М. : Дрофа, 2010. – 416 с. – ISBN 978-5-9704-2102-4

## Лекция 13 Орнитиновый цикл

### 13.1 Биологическое значение и химизм орнитинового цикла

Млекопитающие и человек выводят аммиак, главным образом, в виде мочевины, они называются уреотелическими организмами. Костные рыбы выделяют аммиачный азот в виде аммиака - это аммонителические организмы. Наконец, птицы и наземные рептилии выделяют полужидкую мочу, в которой содержатся кристаллы мочевой кислоты; они называются урикотелическими организмами. Аммиак, мочевина, мочевая кислота – конечные продукты азотистого обмена.

Несмотря на постоянное образование аммиака в организме, концентрация его в крови очень низкая – 7-21 мкмоль/л. Даже в капиллярах почки, где аммиака больше всего, уровень его не превышает этих значений. Столь низкая концентрация аммиака в биологических жидкостях обусловлена тем, что этот продукт конечного обмена белков является мощным цитотоксическим ядом. Эволюционно выработалось несколько механизмов детоксикации аммиака. Так, аммиак в виде аммонийных солей постоянно выводится из организма с мочой. В процессе восстановительного аминирования аммиак связывается с α-кетоглутаровой кислотой с образованием глутаминовой кислоты:

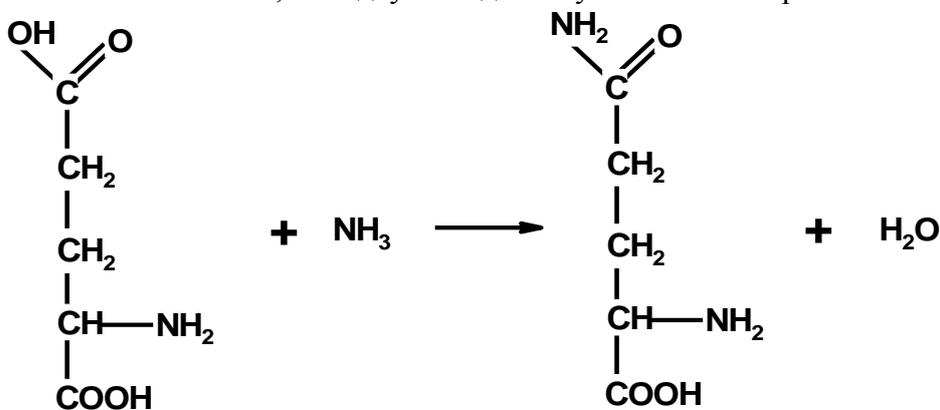


α-кетоглутарат

иминоглутарат

глутаминовая кислота

Важнейшим механизмом обезвреживания аммиака является не только синтез глутаминовой кислоты, но и двух амидов: глутамина и аспарагина:



глутаминовая кислота

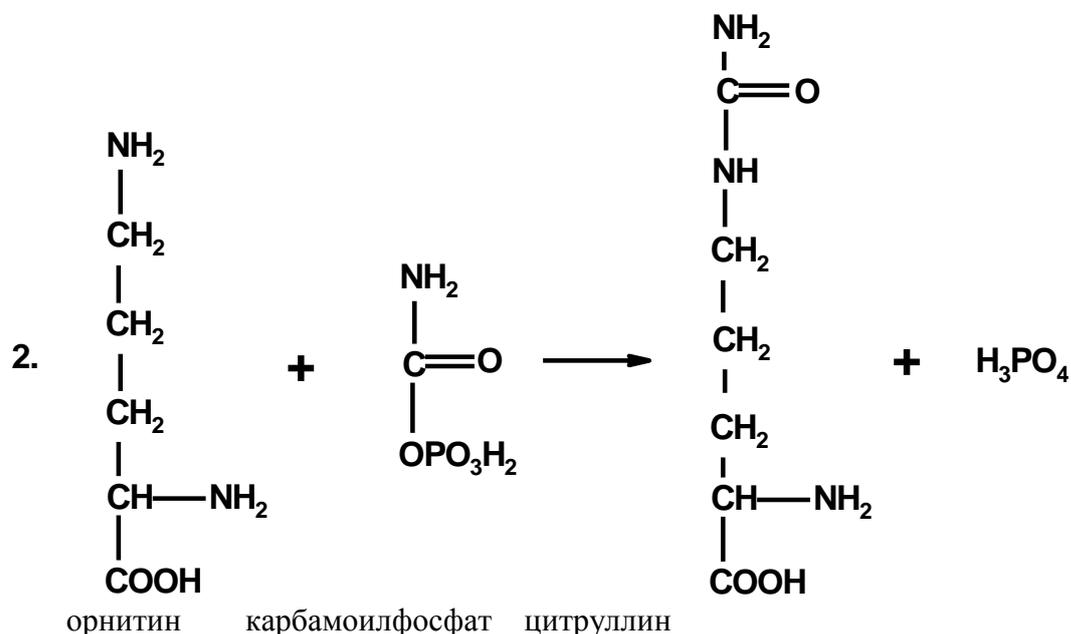
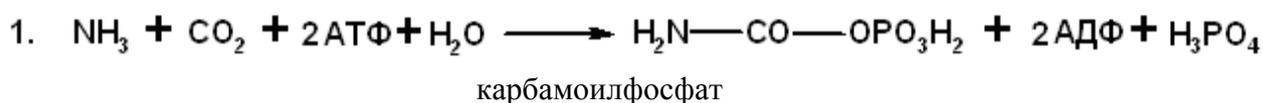
глутамин

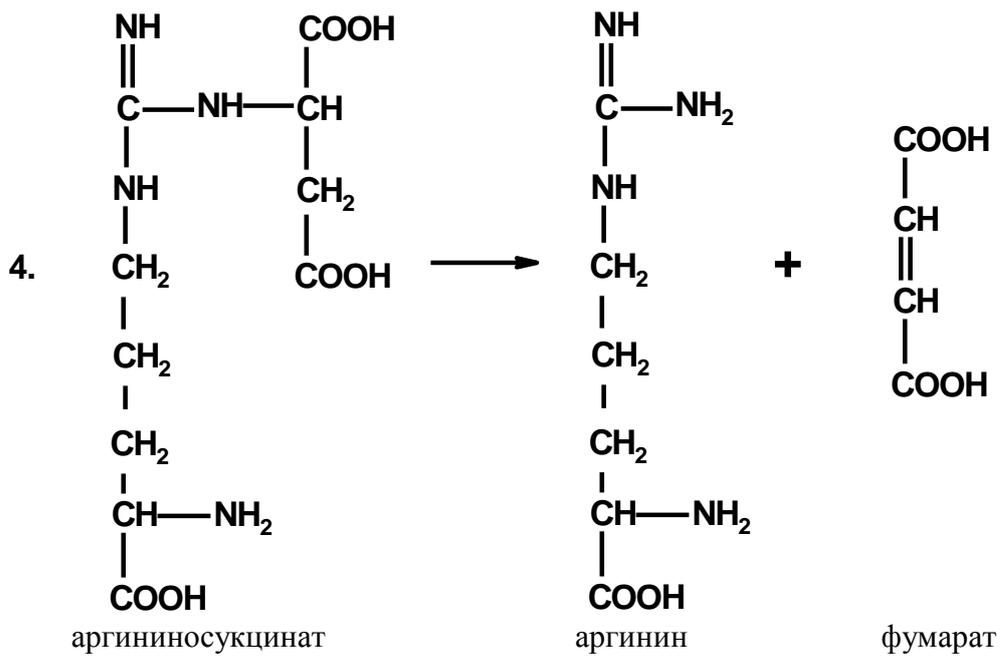
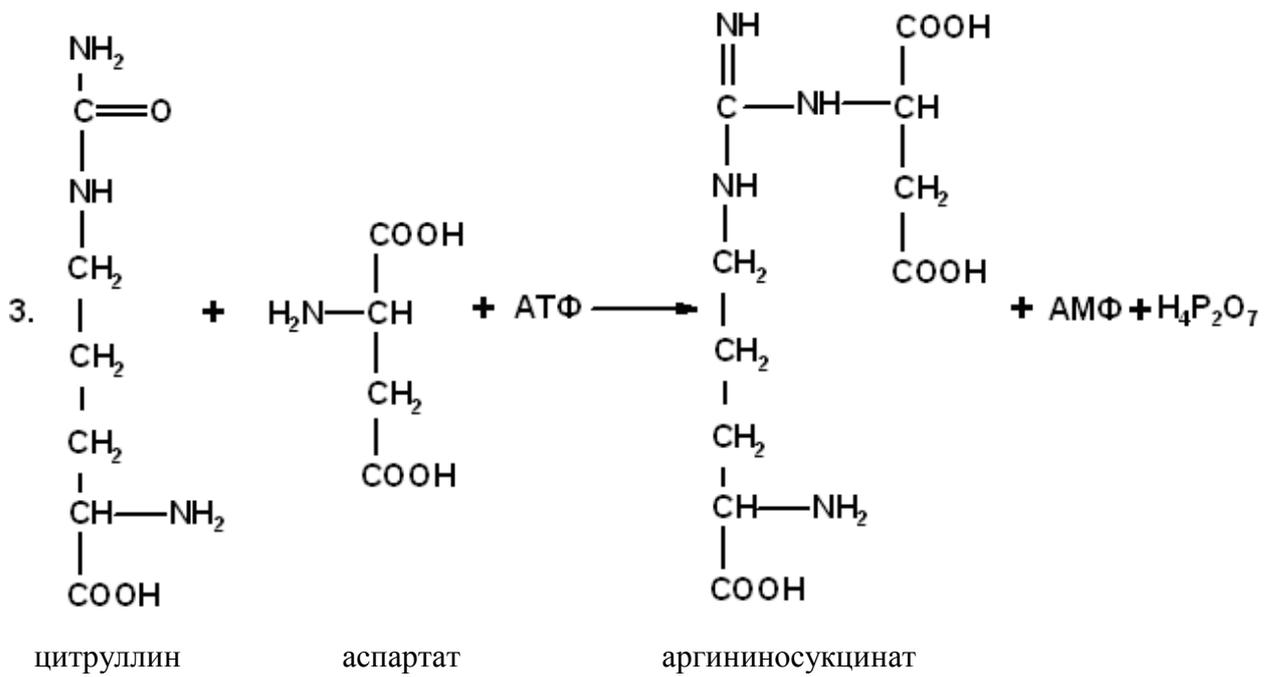
Этот процесс протекает в мозге, сетчатке, почках, печени и мышцах, он называется амидированием. В качестве примера приведем образование глутамина. Второй амид –

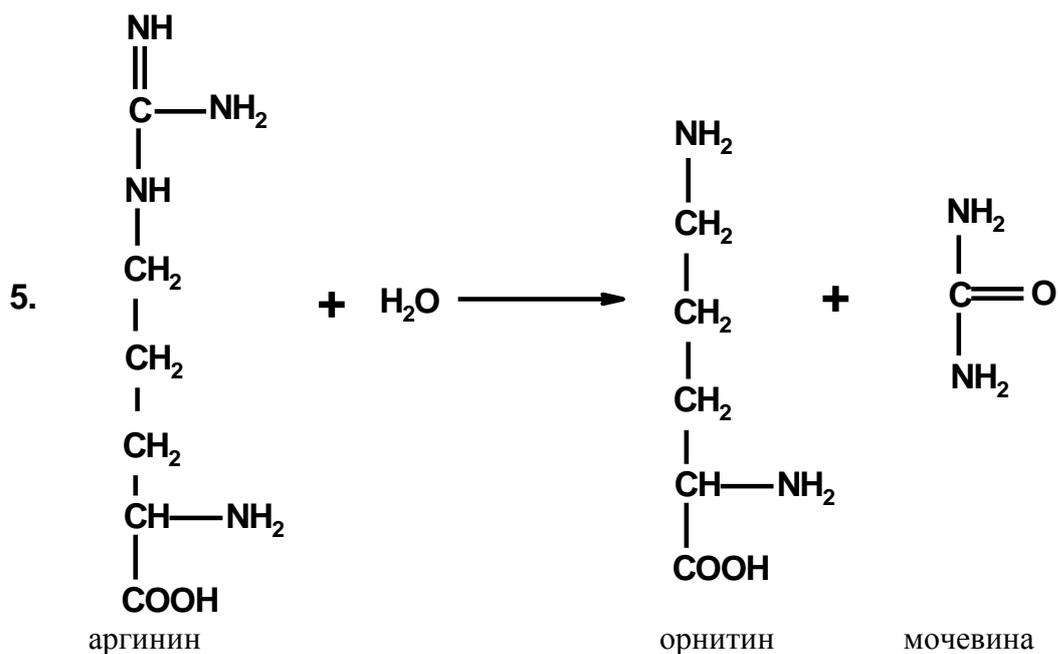
аспарагин, образуется по аналогичной схеме.

Однако основным путь детоксикации аммиака связан с синтезом мочевины. В норме с мочой люди выделяют за счет солей мочевины около 90% азота, а за счет солей аммония около 4%. Впервые И.П.Павлов и его ученики (Н.В.Ненцкий, И.Залеский, С.С.Салазкин) показали на основании своих экспериментов, что мочевина образуется в печени. Современные представления о биосинтезе мочевины в организме высших животных и человека связаны с именем Кребса и его сотрудников. Еще в 1932г они, инкубируя срезы печени со многими аминокислотами, показали, что лишь орнитин, цитруллин и аргинин значительно увеличивали скорость синтеза мочевины. Причем, катализатором этого процесса являлся орнитин. Так было постулировано наличие орнитинового цикла мочевинообразования.

Реакции биосинтеза мочевины последовательно катализируют следующие ферменты: карбамоилфосфатсинтетаза I, орнитин-карбамоилтрансфераза, аргининсукцинатсинтетаза, аргининосукциназа и аргиназа. Для орнитинового цикла синтеза мочевины характерно: реакции до стадии образования цитруллина происходят в митохондриях, остальные – в цитозоле; один атом азота мочевины образуется за счет аммиака, а второй – за счет аспартата; для синтеза 1 моля мочевины расходуется 3 моля АТФ. Последовательность реакций цикла мочевинообразования следующая:







Ферменты орнитинового цикла индуцибельны, т.е. они увеличивают активность при рационе богатом белками. В норме цикл мочевинообразования функционирует в печени на 60%, т.е. имеет большой, приспособительный запас прочности. Для обеспечения непрерывности орнитинового цикла мочевинообразования необходимы аэробные условия и целостность клеток печени, ибо только в этом случае возможно достаточное поступление энергии.

Мочевина кристаллизуется в виде длинных прозрачных призм, легко растворима в воде и спирте, имеет температуру плавления 132°C. Ежедневно с мочой выделяется у людей 20-25г мочевины, количество ее увеличивается при обильном мясном питании и, наоборот, снижается при безбелковой диете. С кислотами мочевина образует соли, из них трудно растворимы соли щавелевой кислоты. Содержание мочевины в крови, в среднем, составляет 3,33-8,32ммоль/л, при нарушении функции почек уровень ее резко увеличивается. Мочевина применяется и как лечебное средство. Ее назначают для увеличения диуреза, при этом повышается осмотическое давление мочи и затрудняется обратное всасывание жидкости в петлях Генле. Мочевину используют также для снижения внутричерепного давления при поражениях головного мозга – 30% раствор мочевины на 5-10% растворе глюкозы.

### Вопросы для самоконтроля

1. Биологическое значение орнитинового цикла мочевинообразования
2. Химизм орнитинового цикла мочевинообразования

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### Основная

1. Биологическая химия [Электронный ресурс]: учебник / А.Д. Таганович [и др.]. – Минск: Вышэйшая школа, 2013. – 672 с. – ISBN 978-985-06-2321-8 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
2. Димитриев, А.Д. Биохимия: учебное пособие / А.Д. Димитриев, Е.Д. Амбросьева. – М.:

Дашков и К, 2013. – 168 с. – ISBN 978-5-394-01790-2 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks

3. Жимулёв, И.Ф. Общая и молекулярная генетика [Электронный ресурс]: учебное пособие для вузов; доп. УМО / И.Ф. Жимулёв. – Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. – 479 с. – ISBN 978-5-379-00375-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks

4. Пинчук, Л.Г. Биохимия: учебное пособие/ Л.Г. Пинчук, Е.П. Зинкевич, С.Б. Гридина; гриф УМО. – Кемерово: Кемеровский технологический институт пищевой промышленности, 2011. – 364 с. – ISBN 978-5-89289-680-1 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks

5. Плакунов, В.К. Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В.К. Плакунов, Ю.А. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. – ISBN 978-5-98704-493-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks

6. Филиппович, Ю.Б. Биологическая химия: учебное пособие / Ю.Б. Филиппович, Н.И. Ковалевская, Г.А. Севастьянова. – М.: Академия, 2008. – 256 с. – ISBN 978-5-7695-4774-4

7. Щербаков, В.Г. Биохимия: учебник / В.Г. Щербаков, В.Г. Лобанов, Т.Н. Прудникова. – 3-е изд., испр. и доп. – СПб.: ГИОРД, 2009. – 472 с. – ISBN 5-98879-008-9

#### *Дополнительная*

1. Березов, Т.Т. Биологическая химия /Т.Т. Березов, Б.Ф. Коровкин. – М.: Медицина, 2002. – 704 с. – ISBN 5-225-02709-1

2. Биологическая безопасность. Термины и определения / Под ред. Г.Г.Онищенко, В.В. Кутырева. – М.: Медицина, 2011. – 151 с. –ISBN 5-225-03558-2

3. Кнорре, Д.Г. Биологическая химия : учебник./Д.Г. Кнорре, С.Д. Мызина – М. : Высшая школа, 2002. – 479 с. – ISBN 5-06-003720-7

4. Комов, В.П. Биохимия: учебник / В.П. Шведова В.Н. Комов. – М. : Дрофа, 2004. – 640 с. – ISBN 5-7107-5613-X

5. Николаев, А.Я. Биологическая химия: учебник / А.Я. Николаев – М. : Высшая школа, 1998. – 496 с. – ISBN 5-89481-027-2

6. Овчинников, Ю.А. Биоорганическая химия / Ю.А.Овчинников – М. : Просвещение, 1987. – 815 с.

7. Осипова, О.В. Биоорганическая химия : Конспект лекций / О.В. Осипова, А.В. Шустов. – М. : Эксмо, 2007. – 192 с. – ISBN 978-5-699-21544-7

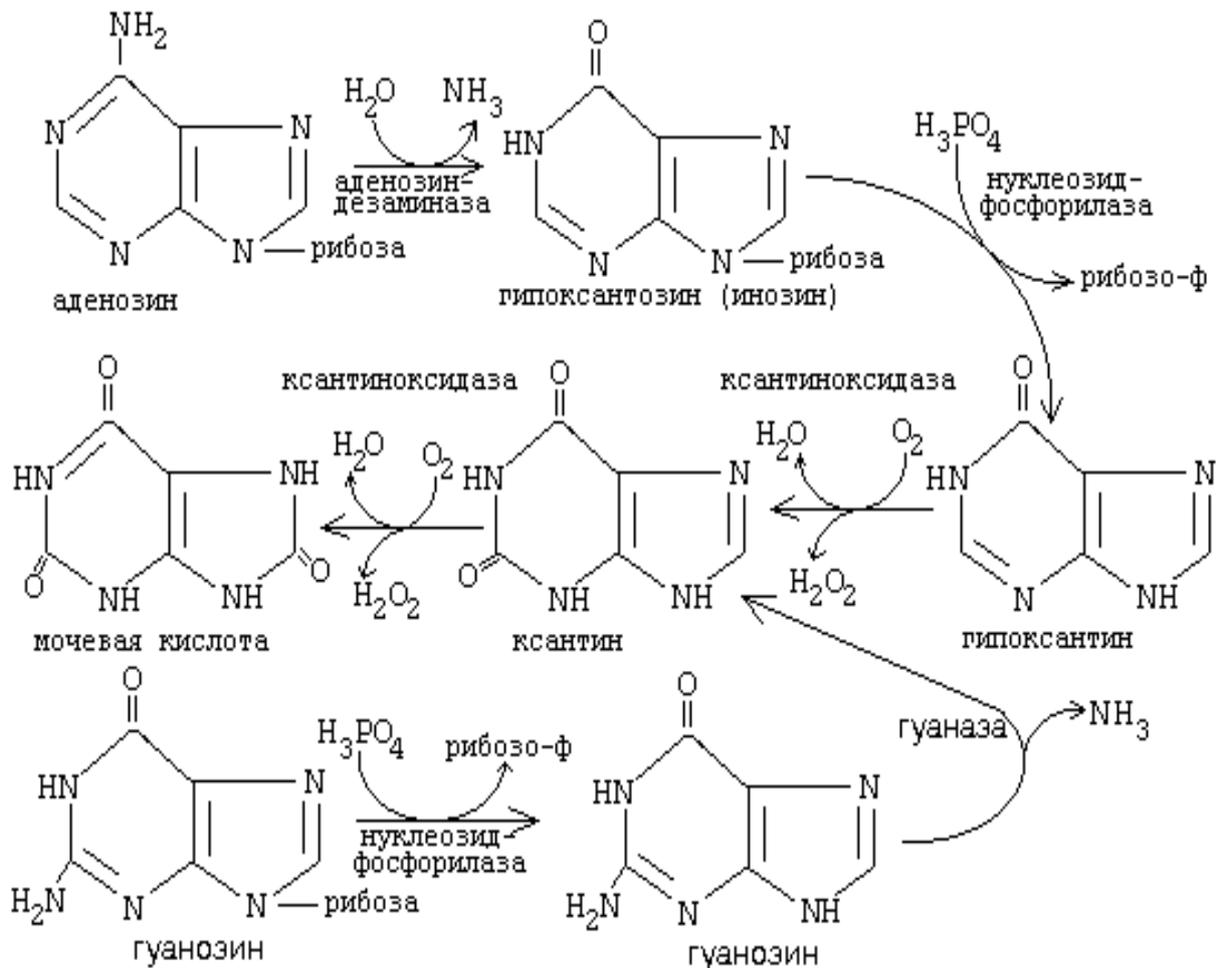
8. Строев, Е.А. Биологическая химия : учебник / Е.А.Строев – М. : Высшая школа, 1989. – 479 с.

9. Тюкавкина, Н.А. Биоорганическая химия : учебник / Н.А. Тюкавкина, Ю.И. Бауков, С.Э. Зурабян. – М. : Дрофа, 2010. – 416 с. – ISBN 978-5-9704-2102-4

## Лекция 14 РАСПАД НУКЛЕОПРОТЕИНОВ

### 14.1 Пути катаболизма нуклеопротеинов

У человека и животных основной продукт катаболизма пуриновых нуклеотидов - мочевая кислота. От АМФ и аденозина аминогруппа удаляется гидролитически аденозиндезаминазой с образованием ИМФ. ИМФ и ГМФ превращаются в соответствующие нуклеозиды: инозин и гуанозин под действием 5'-нуклеотидазы. Пурииннуклеозидфосфорилаза катализирует расщепление N-гликозидной связи в инозине и гуанозине с образованием рибозо-1-фосфата и азотистых оснований: гуанина и гипоксантина. Гуанин дезаминируется и превращается в ксантин, а гипоксантин окисляется в ксантин с помощью ксантиноксидазы, которая катализирует и дальнейшее окисление ксантина в мочевую кислоту. Ксантиноксидаза - аэробная оксидоредуктаза, она окисляет пурины молекулярным кислородом с образованием пероксида водорода. В значительных количествах фермент обнаруживается только в печени и кишечнике.



Мочевая кислота удаляется из организма с мочой и немного через кишечник с фекалиями. У всех млекопитающих, кроме приматов и человека, имеется фермент уриказы, расщепляющий мочевую кислоту с образованием аллантаина.

Амфибии, птицы и рептилии, подобно человеку, лишены уриказы и экскретируют мочевую кислоту и гуанин в качестве конечных продуктов обмена.

Мочевая кислота является слабой кислотой. Содержание недиссоциированной формы и солей (уратов) зависит от рН раствора. При физиологических значениях рН у мочевой кислоты может диссоциировать только один протон из трёх ( $pK = 5,8$ ), поэтому в биологических жидкостях присутствует как недиссоциированная кислота в комплексе с белками, так и её натриевая соль.

### Вопросы для самоконтроля

1. Распад нуклеопротеинов.
2. Пути удаления из организма мочевой кислоты

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### Основная

1. Биологическая химия [Электронный ресурс]: учебник / А.Д. Таганович [и др.]. – Минск: Вышэйшая школа, 2013. – 672 с. – ISBN 978-985-06-2321-8 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
2. Димитриев, А.Д. Биохимия: учебное пособие / А.Д. Димитриев, Е.Д. Амбросьева. – М.: Дашков и К, 2013. – 168 с. – ISBN 978-5-394-01790-2 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
3. Жимулёв, И.Ф. Общая и молекулярная генетика [Электронный ресурс]: учебное пособие для вузов; доп. УМО / И.Ф. Жимулёв. – Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. – 479 с. – ISBN 978-5-379-00375-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
4. Пинчук, Л.Г. Биохимия: учебное пособие/ Л.Г. Пинчук, Е.П. Зинкевич, С.Б. Гридина; гриф УМО. – Кемерово: Кемеровский технологический институт пищевой промышленности, 2011. – 364 с. – ISBN 978-5-89289-680-1 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
5. Плакунов, В.К. Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В.К. Плакунов, Ю.А. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. – ISBN 978-5-98704-493-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
6. Филиппович, Ю.Б. Биологическая химия: учебное пособие / Ю.Б. Филиппович, Н.И. Ковалевская, Г.А. Севастьянова. – М.: Академия, 2008. – 256 с. – ISBN 978-5-7695-4774-4
7. Щербаков, В.Г. Биохимия: учебник / В.Г. Щербаков, В.Г. Лобанов, Т.Н. Прудникова. – 3-е изд., испр. и доп. – СПб.: ГИОРД, 2009. – 472 с. – ISBN 5-98879-008-9

#### Дополнительная

1. Березов, Т.Т. Биологическая химия /Т.Т. Березов, Б.Ф. Коровкин. – М.: Медицина, 2002. – 704 с. – ISBN 5-225-02709-1
2. Биологическая безопасность. Термины и определения / Под ред. Г.Г.Онищенко, В.В. Кутырева. – М.: Медицина, 2011. – 151 с. –ISBN 5-225-03558-2
3. Кнорре, Д.Г. Биологическая химия : учебник./Д.Г. Кнорре, С.Д. Мызина – М. : Высшая школа, 2002. – 479 с. – ISBN 5-06-003720-7
4. Комов, В.П. Биохимия: учебник / В.П. Шведова В.Н. Комов. – М. : Дрофа, 2004. – 640 с. – ISBN 5-7107-5613-X
5. Николаев, А.Я. Биологическая химия: учебник / А.Я. Николаев – М. : Высшая школа, 1998. – 496 с. – ISBN 5-89481-027-2
6. Овчинников, Ю.А. Биоорганическая химия / Ю.А.Овчинников – М. : Просвещение, 1987. – 815 с.
7. Осипова, О.В. Биоорганическая химия : Конспект лекций / О.В. Осипова, А.В. Шустов. – М. : Эксмо, 2007. – 192 с. – ISBN 978-5-699-21544-7
8. Строев, Е.А. Биологическая химия : учебник / Е.А.Строев – М. : Высшая школа, 1989. –

479 с.

9. Тюкавкина, Н.А. Биоорганическая химия : учебник / Н.А. Тюкавкина, Ю.И. Бауков, С.Э. Зурабян. – М. : Дрофа, 2010. – 416 с. – ISBN 978-5-9704-2102-4

## Лекция 15

### Синтез гема. Распад гема и обезвреживание билирубина

Эритроциты имеют короткое время жизни (примерно 120 дней). При физиологических условиях в организме взрослого человека разрушается около  $1 - 2 \times 10^{11}$  эритроцитов в сутки. Их катаболизм происходит главным образом в ретикулоэндотелиальных клетках селезёнки, лимфатических узлов, костного мозга и печени. При старении эритроцитов снижается содержание сиаловых кислот в составе гликопротеинов плазматической мембраны. Изменённые углеводные компоненты гликопротеинов мембран эритроцитов связываются рецепторами клеток РЭС, и эритроциты "погружаются" в них эндоцитозом. Распад эритроцитов в этих клетках начинается с распада гемоглобина на гем и глобин и последующего гидролиза ферментами лизосом белковой части гемоглобина.

#### 15.1 Катаболизм гема

Первая реакция катаболизма гема происходит при участии NADPH-зависимого ферментативного

**Регуляция синтеза рецептора трансферрина.** При низком содержании железа в клетке железочувствительный белок обладает высоким сродством к IRE мРНК, кодирующей белок-рецептор трансферрина. Присоединение железосвязывающего белка к IRE мРНК предотвращает её разрушение РНК-азой и синтез белка-рецептора трансферрина продолжается; при высоком содержании железа в клетке сродство железосвязывающего белка к IRE снижается, и мРНК становится доступной для действия РНК-азы, которая её гидролизует. Разрушение мРНК ведёт к снижению синтеза белка-рецептора трансферрина.

комплекса **гемоксигеназы**. Ферментная система локализована в мембране ЭР, в области электронтранспортных цепей митохондриального окисления. Фермент катализирует расщепление связи между двумя пиррольными кольцами, содержащих винильные остатки, - таким образом, раскрывается структура кольца (рис. 13-11). В ходе реакции образуются линейный тетрапир-рол - **биливердин** (пигмент жёлтого цвета) и монооксид углерода (СО), который получается из углерода метениловой группы. Гем индуцирует транскрипцию гена гемоксигеназы, абсолютно специфичной по отношению к нему.

Ионы железа, освободившиеся при распаде гема, могут быть использованы для синтеза новых молекул гемоглобина или для синтеза других железосодержащих белков. Биливердин восстанавливается до билирубина NADPH-зависимым ферментом **биливердинредуктазой**. Билирубин образуется не только при распаде гемоглобина, но также при катаболизме других гемсодержащих белков, таких как цитохромы и миоглобин. При распаде 1 г гемоглобина образуется 35 мг билирубина, а в сутки у взрослого человека - примерно 250-350 мг билирубина. Дальнейший метаболизм билирубина происходит в печени.

#### 15.2 Метаболизм билирубина

Билирубин, образованный в клетках РЭС (селезёнки и костного мозга), плохо растворим в воде, по крови транспортируется в комплексе с белком плазмы крови альбумином. Эту форму билирубина называют неконъюгированным билирубином. Каждая молекула альбумина связывает (или даже 3) молекулы билирубина, одна из которых связана с белком более прочно (более высокое сродство), чем другие. При

сдвиге рН крови в кислую сторону (повышение концентрации кетоновых тел, лактата) изменяется заряд, конформация альбумина, снижается сродство к билирубину. Поэтому билирубин, связанный с альбумином непрочно, может вытесняться из центров связывания и образовывать комплексы с коллагеном межклеточного матрикса и липидами мембран. Ряд лекарственных соединений конкурирует с билирубином за высокоаффинный, имеющий высокое сродство центр альбумина.

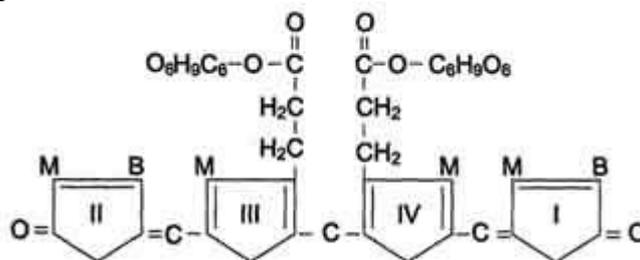
#### Поглощение билирубина паренхиматозными клетками печени

Комплекс "альбумин-билирубин", доставляемый с током крови в печень, на поверхности плазматической мембраны гепатоцита диссоциирует. Высвобожденный билирубин образует временный комплекс с липидами плазматической мембраны. Облегчённая диффузия билирубина в гепатоциты осуществляется двумя типами белков-переносчиков: **лигандин** (он транспортирует основное количество билирубина) и **протеина Z**. Активность поглощения билирубина гепатоцитом зависит от скорости его метаболизма в клетке.

Лигандин и протеин Z обнаружены также в клетках почек и кишечника, поэтому при недостаточности функции печени они способны компенсировать ослабление процессов детоксикации в этом органе.

#### Конъюгация билирубина в гладком ЭР

В гладком ЭР гепатоцитов к билирубину присоединяются (реакция конъюгации) полярные группы, главным образом от **глюкуроновой кислоты**. Билирубин имеет 2 карбоксильные группы, поэтому может соединяться с 2 молекулами глюкуроновой кислоты, образуя хорошо



### 15.3 Структура билирубиндиглюкуронида (конъюгированный, "прямой" билирубин)

Глюкуроновая кислота присоединяется эфирной связью к двум остаткам пропионовой кислоты с образованием ацилглюкуронида.

растворимый в воде конъюгат - диглюкуронид билирубина (конъюгированный, или прямой, билирубин).

Донором глюкуроновой кислоты служит УДФ-глюкуронат. Специфические ферменты, УДФ-глюкуронилтрансферазы (уридиндифосфоглюкуронилтрансферазы) катализируют образование моно- и диглюкуронидов билирубина (рис. 13-13). Индукторами синтеза УДФ-глюкуронилтрансфераз служат некоторые лекарственные препараты, например, фенobarбитал.

#### Секреция билирубина в жёлчь

Секреция конъюгированного билирубина в жёлчь идёт по механизму активного транспорта, т.е. против градиента концентрации. Активный транспорт является, вероятно, скоростью-лимитирующей стадией всего процесса метаболизма билирубина в печени. В норме диглюкуронид билирубина - главная форма экскреции билирубина в жёлчь, однако не исключается



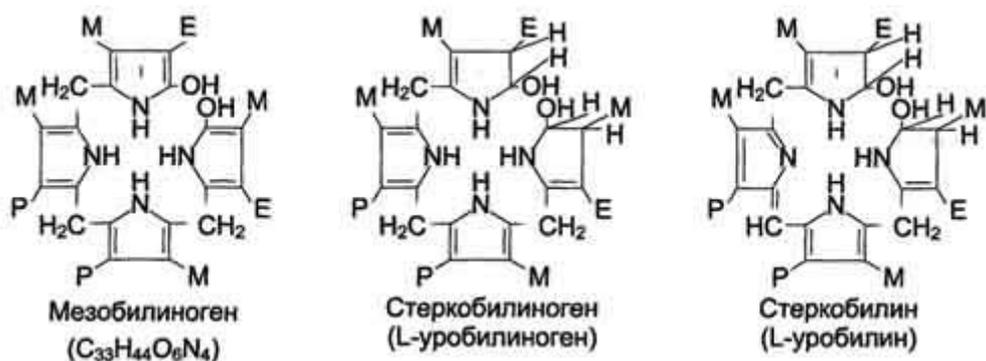
#### 15.4 Образование билирубиндиглюкуронида.

Присутствие небольшого количества моноглюкуронида. Транспорт конъюгированного билирубина из печени в жёлчь активируется теми же лекарствами, которые способны индуцировать конъюгацию билирубина. Таким образом, можно сказать, что скорость конъюгации билирубина и активный транспорт билирубинглюкуронида из гепатоцитов в жёлчь строго взаимосвязаны (рис. 13-14).

#### 15.5 Катаболизм билирубин-диглюкуронида

В кишечнике поступившие билирубинглюкурониды гидролизуются специфическими бактериальными ферментами  $\beta$ -глюкуронидазами, которые гидролизуют связь между билирубином и остатком глюкуроновой кислоты. Освободившийся в ходе этой реакции билирубин под действием кишечной микрофлоры восстанавливается с образованием группы бесцветных тет-рапиррольных соединений - **уробилиногенов** (рис. 13-15).

В подвздошной и толстой кишках небольшая часть уробилиногенов снова всасывается, попадает с кровью воротной вены в печень. Основная часть уробилиногена из печени в составе жёлчи выводится в кишечник и выделяется с фекалиями из организма, часть уробилиногена



#### 15.6 Структура некоторых жёлчных пигментов

Мезобилиноген - промежуточный продукт катаболизма билирубина в кишечнике. Из печени поступает в кровь и удаляется с мочой в форме уробилина. В норме большая часть бесцветных уробилиногенов, образующихся в толстой кишке, под действием кишечной микрофлоры окисляется в прямой кишке до пигмента коричневого

цвета **уробилина** и удаляется с фекалиями. Цвет фекалий обусловлен присутствием уробилина.

### Вопросы для самоконтроля

1. Катаболизм гема
2. Метаболизм билирубина
3. Структура билирубиндиглюкуронида (конъюгированный, "прямой" билирубин).
4. Образование билирубиндиглюкуронида
5. Катаболизм билирубин-диглюкуронида
6. Структура некоторых жёлчных пигментов

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### Основная

1. Биологическая химия [Электронный ресурс]: учебник / А.Д. Таганович [и др.]. – Минск: Вышэйшая школа, 2013. – 672 с. – ISBN 978-985-06-2321-8 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
2. Димитриев, А.Д. Биохимия: учебное пособие / А.Д. Димитриев, Е.Д. Амбросьева. – М.: Дашков и К, 2013. – 168 с. – ISBN 978-5-394-01790-2 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
3. Жимулёв, И.Ф. Общая и молекулярная генетика [Электронный ресурс]: учебное пособие для вузов; доп. УМО / И.Ф. Жимулёв. – Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. – 479 с. – ISBN 978-5-379-00375-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
4. Пинчук, Л.Г. Биохимия: учебное пособие/ Л.Г. Пинчук, Е.П. Зинкевич, С.Б. Гридина; гриф УМО. – Кемерово: Кемеровский технологический институт пищевой промышленности, 2011. – 364 с. – ISBN 978-5-89289-680-1 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
5. Плакунов, В.К. Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В.К. Плакунов, Ю.А. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. – ISBN 978-5-98704-493-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
6. Филиппович, Ю.Б. Биологическая химия: учебное пособие / Ю.Б. Филиппович, Н.И. Ковалевская, Г.А. Севастьянова. – М.: Академия, 2008. – 256 с. – ISBN 978-5-7695-4774-4
7. Щербаков, В.Г. Биохимия: учебник / В.Г. Щербаков, В.Г. Лобанов, Т.Н. Прудникова. – 3-е изд., испр. и доп. – СПб.: ГИОРД, 2009. – 472 с. – ISBN 5-98879-008-9

#### Дополнительная

1. Березов, Т.Т. Биологическая химия /Т.Т. Березов, Б.Ф. Коровкин. – М.: Медицина, 2002. – 704 с. – ISBN 5-225-02709-1
2. Биологическая безопасность. Термины и определения / Под ред. Г.Г.Онищенко, В.В. Кутырева. – М.: Медицина, 2011. – 151 с. –ISBN 5-225-03558-2
3. Кнорре, Д.Г. Биологическая химия : учебник./Д.Г. Кнорре, С.Д. Мызина – М. : Высшая школа, 2002. – 479 с. – ISBN 5-06-003720-7
4. Комов, В.П. Биохимия: учебник / В.П. Шведова В.Н. Комов. – М. : Дрофа, 2004. – 640 с. – ISBN 5-7107-5613-X
5. Николаев, А.Я. Биологическая химия: учебник / А.Я. Николаев – М. : Высшая школа, 1998. – 496 с. – ISBN 5-89481-027-2
6. Овчинников, Ю.А. Биоорганическая химия / Ю.А.Овчинников – М. : Просвещение, 1987. – 815 с.
7. Осипова, О.В. Биоорганическая химия : Конспект лекций / О.В. Осипова, А.В. Шустов. – М. : Эксмо, 2007. – 192 с. – ISBN 978-5-699-21544-7
8. Строев, Е.А. Биологическая химия : учебник / Е.А.Строев – М. : Высшая школа, 1989. –

479 с.

9. Тюкавкина, Н.А. Биоорганическая химия : учебник / Н.А. Тюкавкина, Ю.И. Бауков, С.Э. Зурабян. – М. : Дрофа, 2010. – 416 с. – ISBN 978-5-9704-2102-4

## Библиографический список

1. Березов, Т.Т. Биологическая химия /Т.Т. Березов, Б.Ф. Коровкин. – М.: Медицина, 2002. – 704 с. – ISBN 5-225-02709-1
2. Биологическая безопасность. Термины и определения / Под ред. Г.Г.Онищенко, В.В. Кутырева. – М.: Медицина, 2011. – 151 с. –ISBN 5-225-03558-2
3. Биологическая химия [Электронный ресурс]: учебник / А.Д. Таганович [и др.]. – Минск: Вышэйшая школа, 2013. – 672 с. – ISBN 978-985-06-2321-8 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
4. Димитриев, А.Д. Биохимия: учебное пособие / А.Д. Димитриев, Е.Д. Амбросьева. – М.: Дашков и К, 2013. – 168 с. – ISBN 978-5-394-01790-2 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
5. Жимулёв, И.Ф. Общая и молекулярная генетика [Электронный ресурс]: учебное пособие для вузов; доп. УМО / И.Ф. Жимулёв. – Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. – 479 с. – ISBN 978-5-379-00375-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
6. Кнорре, Д.Г. Биологическая химия : учебник./Д.Г. Кнорре, С.Д. Мызина – М. : Высшая школа, 2002. – 479 с. – ISBN 5-06-003720-7
7. Комов, В.П. Биохимия: учебник / В.П. Шведова В.Н. Комов. – М. : Дрофа, 2004. – 640 с. – ISBN 5-7107-5613-Х
8. Николаев, А.Я. Биологическая химия: учебник / А.Я. Николаев – М. : Высшая школа, 1998. – 496 с. – ISBN 5-89481-027-2
9. Овчинников, Ю.А. Биоорганическая химия / Ю.А.Овчинников – М. : Просвещение, 1987. – 815 с.
10. Осипова, О.В. Биоорганическая химия : Конспект лекций / О.В. Осипова, А.В. Шустов. – М. : Эксмо, 2007. – 192 с. – ISBN 978-5-699-21544-7
11. Пинчук, Л.Г. Биохимия: учебное пособие/ Л.Г. Пинчук, Е.П. Зинкевич, С.Б. Гридина; гриф УМО. – Кемерово: Кемеровский технологический институт пищевой промышленности, 2011. – 364 с. – ISBN 978-5-89289-680-1 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
12. Плакунов, В.К. Основы динамической биохимии [Электронный ресурс]: учебник / В.К. Плакунов, ЮА. Николаев. – М.: Логос, 2010. – 216 с. – ISBN 978-5-98704-493-3 // Доступ с сайта научной библиотеки СГАУ – ЭБС IPRbooks
13. Строев, Е.А. Биологическая химия : учебник / Е.А.Строев – М. : Высшая школа, 1989. – 479 с.
14. Тюкавкина, Н.А. Биоорганическая химия : учебник / Н.А. Тюкавкина, Ю.И. Бауков, С.Э. Зурабян. – М. : Дрофа, 2010. – 416 с. – ISBN 978-5-9704-2102-4
15. Филиппович, Ю.Б. Биологическая химия: учебное пособие / Ю.Б. Филиппович, Н.И. Ковалевская, Г.А. Севастьянова. – М.: Академия, 2008. – 256 с. – ISBN 978-5-7695-4774-4
16. Щербаков, В.Г. Биохимия: учебник / В.Г. Щербаков, В.Г. Лобанов, Т.Н. Прудникова. – 3-е изд., испр. и доп. – СПб.: ГИОРД, 2009. – 472 с. – ISBN 5-98879-008-9

## Содержание

Лекция 1 Метаболические цепи, сети и циклы .....	4
1.2. Организация и функционирование дыхательной цепи .....	4
1.3. Механизм сопряжения окисления с фосфорилированием .....	6
Вопросы для самоконтроля .....	7
Список литературы .....	7
Лекция 2 Ферментативный катализ, белки-ферменты .....	8
2.1 Общая характеристика ферментов .....	8
2.2. Структура и механизм действия ферментов.....	8
2.3. Свойства энзимов .....	9
Вопросы для самоконтроля .....	9
Список литературы .....	9
Лекция 3. Кофакторы и коферменты в ферментативном катализе. ....	11
3.1 Характеристика кофакторов и коферментов .....	11
Вопросы для самоконтроля .....	11
Список литературы .....	12
Лекция 4. Классификация ферментов и ее принципы. ....	13
4.1. Классификация и номенклатура ферментов .....	13
4.2 Применение ферментов в промышленности, медицине, сельском хозяйстве .....	14
Вопросы для самоконтроля .....	15
Список литературы .....	15
Лекция 5 Основные понятия биоэнергетики .....	17
5.1. Обмен энергии. Биологическое окисление .....	17
5.2. Характеристика высокоэнергетических фосфатов. Роль АТФ в организме .....	18
Вопросы для самоконтроля .....	19
Список литературы .....	19
Лекция 6 ФОТОСИНТЕЗ.....	20
6.1 Основные принципы структурной организации хлоропластов.....	20
Вопросы для самоконтроля .....	21
Список литературы .....	25
Лекция 7 БИОХИМИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ. ....	23
7.1 Основы биохимии пищеварения.....	23
Вопросы для самоконтроля .....	25
Список литературы .....	25
Лекция 8. Углеводы и их ферментативные превращения. ....	27
8.1 Характеристика, классификация и функции углеводов .....	27
8.2 Моносахариды: строение и стереоизомерия .....	27
8.3. Неклассические моносахариды.....	29
8.4 Основные представители олигосахаридов и их свойства .....	30
8.5 Особенности полисахаридов.....	32
Вопросы для самоконтроля .....	33
Список литературы .....	34

Лекция 9 Общая характеристика процессов распада углеводов. ....	35
9.1 Анаэробный распад глюкозы. Реакции. Биологическое значение .....	35
9.2 Аэробный распад глюкозы (непрямой путь окисления) .....	36
9.3. Пентозофосфатный путь превращений глюкозы. Реакции. Значение .....	37
9.4. Виды брожения углеводов .....	38
Вопросы для самоконтроля .....	39
Список литературы .....	39
Лекция 10 Липолиз.....	41
10.1 Метаболизм липидов .....	41
10.2. Переваривание и всасывание жиров в ЖКТ .....	41
10.3. Промежуточный обмен: $\beta$ -окисление жирных кислот .....	42
Вопросы для самоконтроля .....	44
Список литературы .....	44
Лекция 11 Общие пути обмена аминокислот .....	46
11.1 Трансаминирование аминокислот .....	46
11.2 Декарбоксилирование аминокислот .....	47
Вопросы для самоконтроля .....	47
Список литературы .....	47
Лекция 12 Биохимия распада аминокислот .....	49
12.1 Виды дезаминирования аминокислот .....	49
Вопросы для самоконтроля .....	51
Список литературы .....	51
Лекция 13. Орнитиновый цикл .....	52
13.1 Биологическое значение и химизм орнитинового цикла .....	52
Вопросы для самоконтроля .....	55
Список литературы .....	55
Лекция 14. Распад нуклеопротеинов. ....	57
14.1 Пути катаболизма нуклеопротеинов .....	57
Вопросы для самоконтроля .....	58
Список литературы .....	58
Лекция 15 Синтез гема. Распад гема и обезвреживание билирубина .....	60
15.1 Катаболизм гема .....	60
15.2 Метаболизм билирубина .....	60
15.3 Структура билирубиндиглюкуронида (конъюгированный, "прямой" билирубин). 61	
15.4 Образование билирубиндиглюкуронида. ....	62
15.5 Катаболизм билирубин-диглюкуронида.....	62
Вопросы для самоконтроля .....	63
Список литературы .....	63
Библиографический список .....	65
Содержание.....	66