

БАКАЛАВР. АКАДЕМИЧЕСКИЙ КУРС

В. П. Комов, В. Н. Шведова

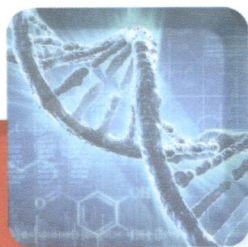
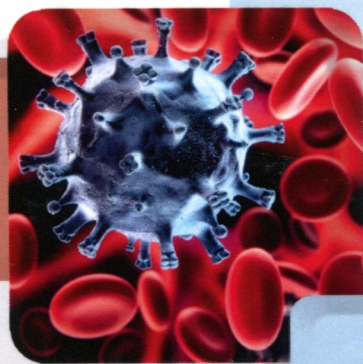
БИОХИМИЯ

Часть 1

Под общей редакцией В. П. Комова

УЧЕБНИК

4-е издание



СООТВЕТСТВУЕТ
ПРОГРАММАМ
ВЕДУЩИХ НАУЧНО-
ОБРАЗОВАТЕЛЬНЫХ
ШКОЛ

Юрайт
ИЗДАТЕЛЬСТВО

biblio-online.ru

УМО ВО рекомендует

В. П. Комов, В. Н. Шведова

БИОХИМИЯ

Часть 1

УЧЕБНИК ДЛЯ АКАДЕМИЧЕСКОГО БАКАЛАВРИАТА

Под общей редакцией **В. П. Комова**

4-е издание, исправленное и дополненное

*Рекомендовано Учебно–методическим отделом высшего образования
в качестве учебника для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по инженерно–техническим направлениям*

Книга доступна в электронной библиотечной системе
biblio-online.ru

Москва ■ Юрайт ■ 2016

УДК 577(075.8)

ББК 28.072я73

К63

Авторы:

Комов Вадим Петрович — профессор, доктор биологических наук, профессор кафедры биохимии Санкт-Петербургской государственной химико-фармацевтической академии;

Шведова Валентина Николаевна — кандидат биологических наук, доцент кафедры биохимии Санкт-Петербургской государственной химико-фармацевтической академии.

Рецензенты:

Винтер В. Г. — доктор биологических наук, профессор Казанского государственного университета;

Михайлов С. С. — доктор медицинских наук, профессор Санкт-Петербургской академии физической культуры имени П. Ф. Лесгафта;

Василенец И. М. — доктор технических наук, профессор Санкт-Петербургского университета низкотемпературных и пищевых технологий.

Комов, В. П.

К63

Биохимия. В 2 ч. Часть 1 : учебник для академического бакалавриата / В. П. Комов, В. Н. Шведова ; под общ. ред. В. П. Комова. — 4-е изд., испр. и доп. — М. : Издательство Юрайт, 2016. — 333 с. — Серия : Бакалавр. Академический курс.

ISBN 978-5-9916-8508-5 (ч. 1)

ISBN 978-5-9916-8507-8

Учебник состоит из двух частей. Первая часть посвящена подробному рассмотрению аминокислот, белков, ферментов, витаминов, углеводов и гормонов. Дан формульный материал по химизму метаболических процессов. Во второй части дан формульный материал по механизмам регуляции метаболизма, основным принципам молекулярной биологии. Рассматриваются вопросы биохимии иммунитета, клеточной и генетической инженерии.

В учебнике на современном научно-теоретическом уровне изложен материал по структурной и метаболической биохимии. Особое внимание уделено полифункциональности белков и их роли в обеспечении специфических биохимических процессов и физиологических функций организма, а также динамическим аспектам ферментативного катализа. Приведены новые данные о регуляции метаболизма и экспрессии генов, биохимии иммунитета, а также клеточной и генной инженерии.

Для проверки усвоения материала и самоконтроля представлены тесты.

Соответствует актуальным требованиям Федерального государственного образовательного стандарта высшего образования.

Для студентов вузов, обучающихся по естественно-научным и медицинским направлениям.

УДК 577(075.8)

ББК 28.072я73



Delphi Law Company

Все права защищены. Никакая часть данной книги не может быть воспроизведена в какой бы то ни было форме без письменного разрешения владельцев авторских прав. Правовую поддержку издательства обеспечивает юридическая компания «Дельфи».

ISBN 978-5-9916-8508-5 (ч. 1)

ISBN 978-5-9916-8507-8

© Комов В. П., Шведова В. Н., 2004

© Комов В. П., Шведова В. Н., 2014,
с изменениями

© ООО «Издательство Юрайт», 2016

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	11
Введение.....	12
Глава 1. УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОЙ МАТЕРИИ. КЛЕТОЧНЫЙ СИНТЕЗ ...	14
1.1. Молекулярные аспекты	14
1.2. Клетка — мельчайшая структурная единица живой материи.....	19
1.2.1. Классы клеток	19
1.3. Практическое применение продуктов клеточного синтеза.....	23
Глава 2. АМИНОКИСЛОТЫ И ПЕПТИДЫ	25
2.1. Структура и классификация аминокислот.....	25
2.2. Стереохимия аминокислот	25
2.3. Физико-химические свойства аминокислот	27
2.4. Химические реакции, характерные для аминокислот	28
2.5. Синтез аминокислот	29
2.5.1. Химический синтез	29
2.5.2. Ферментативный синтез	31
2.5.3. Микробиологический синтез.....	31
2.6. Пептиды.....	32
2.6.1. Химический синтез пептидов.....	32
2.6.2. Ферментативный синтез пептидов.....	33
2.6.3. Природные пептиды	33
2.7. Аминокислоты и пептиды в промышленности и медицине	34
2.7.1. Аминокислоты как лекарственные вещества.....	34
Глава 3. БЕЛКИ. СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИИ	36
3.1. Уровни структурной организации белковых макромолекул	36
3.1.1. Первичная структура белков	37
3.1.2. Вторичная структура белков	38
3.1.3. Третичная структура белков	43
3.1.4. Четвертичная структура белков	47
3.2. Химический синтез и анализ белков.....	48
3.2.1. Определение первичной структуры белков	49
3.2.2. Определение вторичной структуры белков.....	51
3.2.3. Определение третичной и четвертичной структур белков	51
3.2.4. Определение молекулярной массы белков.....	52
3.3. Биологические функции белков.....	53
3.3.1. Каталитические белки.....	53
3.3.2. Транспортные белки	53
3.3.3. Регуляторные белки.....	53
3.3.4. Защитные белки	53
3.3.5. Сократительные белки.....	54
3.3.6. Структурные белки	54
3.3.7. Рецепторные белки.....	54
3.3.8. Запасные и питательные белки.....	54
3.3.9. Токсические белки	54
3.4. Классификация белков. Отдельные представители.....	54
3.4.1. Фибриллярные белки.....	55
3.4.2. Глобулярные белки	55
3.4.3. Простые и сложные белки	55

Глава 4. СВОЙСТВА БЕЛКОВ. ВЫДЕЛЕНИЕ И ОЧИСТКА. ПРИМЕНЕНИЕ	
БЕЛКОВ	60
4.1. Физико-химические свойства белков.....	60
4.2. Денатурация белков.....	61
4.3. Выделение и очистка белков.....	62
4.3.1. Хроматографические методы, применяемые на стадии концентрирования.....	63
4.3.2. Хроматографические методы, применяемые на стадии тонкой очистки	63
4.3.3. Гель-фильтрация.....	65
4.4. Белки в промышленности и медицине.....	66
4.4.1. Применение белков в медицинской практике.....	67
Глава 5. ФЕРМЕНТЫ	67
5.1. Из истории энзимологии.....	67
5.2. Свойства ферментов	68
5.3. Определение активности ферментов.....	70
5.4. Строение ферментов.....	70
5.5. Активные центры ферментов	72
5.6. Внутриклеточное распределение ферментов.....	73
5.7. Классификация и номенклатура ферментов.....	73
Глава 6. ПРИНЦИПЫ ФЕРМЕНТАТИВНОГО КАТАЛИЗА. МЕХАНИЗМ ДЕЙСТВИЯ ФЕРМЕНТОВ	76
6.1. Общая характеристика.....	76
6.2. Механизм действия ферментов	76
6.2.1. Механизм действия алкогольдегидрогеназы	79
6.3. Основы ферментативной кинетики.....	80
6.3.1. Влияние концентрации фермента.....	80
6.3.2. Влияние концентрации субстрата.....	80
6.3.3. Влияние температуры	83
6.3.4. Влияние pH.....	83
6.4. Ингибиторы ферментов.....	84
6.4.1. Обратимые ингибиторы	84
6.5. Активаторы ферментов.....	86
6.6. Основы гетерогенного катализа. <i>Липолитические ферменты</i>	87
6.7. Регуляция активности ферментов	88
6.7.1. Аллостерические ферменты.....	89
6.7.2. Мультиферментные комплексы	89
6.7.3. Множественные молекулярные формы ферментов	91
Глава 7. ПРИМЕНЕНИЕ ФЕРМЕНТОВ	92
7.1. Общая характеристика.....	92
7.2. Имобилизованные ферменты	92
7.3. Применение ферментов в медицине	93
7.3.1. Ферменты в клинической диагностике.....	95
7.3.2. Молекулярные основы энзимопатий.....	95
7.4. Применение ферментов в фармацевтическом анализе	97
7.5. Применение ферментов в производственных процессах.....	98

Глава 8. ВИТАМИНЫ	100
8.1. Общая характеристика	100
8.1.1. Классификация витаминов	100
8.1.2. Нарушение баланса витаминов в организме	101
8.1.3. Коферментная функция витаминов	102
Глава 9. ВИТАМИНЫ, РАСТВОРИМЫЕ В ЖИРАХ	103
9.1. Витамины группы А	103
9.1.1. Общая характеристика	103
9.1.2. Метаболизм витамина А	104
9.1.3. Биохимические функции	104
9.1.4. Биосинтез	105
9.1.5. Химический синтез	105
9.1.6. Авитаминоз	105
9.1.7. Практическое применение	106
9.2. Витамины группы D	106
9.2.1. Общая характеристика	106
9.2.2. Метаболизм	107
9.2.3. Биохимические функции	107
9.2.4. Синтез	107
9.2.5. Авитаминоз	108
9.2.6. Практическое применение	108
9.3. Витамины группы E	108
9.3.1. Общая характеристика	108
9.3.2. Метаболизм	109
9.3.3. Биохимические функции	109
9.3.4. Синтез	109
9.3.5. Авитаминоз	110
9.3.6. Практическое применение	110
9.4. Витамины группы K	110
9.4.1. Общая характеристика	110
9.4.2. Метаболизм	111
9.4.3. Биохимические функции	112
9.4.4. Синтез	112
9.4.5. Авитаминоз	112
9.4.6. Практическое применение	113
9.5. Витамин Q (убихинон)	113
9.5.1. Общая характеристика	113
9.5.2. Синтез	114
9.5.3. Биохимические функции	114
9.6. Витамин F	114
9.6.1. Общая характеристика	114
9.6.2. Авитаминоз	115
Глава 10. ВИТАМИНЫ, РАСТВОРИМЫЕ В ВОДЕ	115
10.1. Витамин B ₁ (тиамин)	115
10.1.1. Общая характеристика	115
10.1.2. Метаболизм	116
10.1.3. Биохимические функции	116

10.1.4. Синтез.....	117
10.1.5. Авитаминоз.....	117
10.1.6. Практическое применение	117
10.2. Витамин В ₂ (рибофлавин)	118
10.2.1. Общая характеристика	118
10.2.2. Метаболизм	118
10.2.3. Биохимические функции.....	119
10.2.4. Синтез.....	119
10.2.5. Авитаминоз.....	119
10.2.6. Практическое применение	119
10.3. Витамин В ₃ (пантотеновая кислота)	120
10.3.1. Общая характеристика	120
10.3.2. Метаболизм	121
10.3.3. Биохимические функции.....	121
10.3.4. Синтез.....	121
10.3.5. Авитаминоз.....	121
10.3.6. Практическое применение	121
10.4. Витамин В ₅ (РР, никотинамид, ниацин)	122
10.4.1. Общая характеристика	122
10.4.2. Метаболизм	122
10.4.3. Биохимические функции.....	123
10.4.4. Синтез.....	123
10.4.5. Авитаминоз.....	124
10.4.6. Практическое применение	124
10.5. Витамин В ₆ (пиридоксин, пиридоксамин, пиридоксаль)	124
10.5.1. Общая характеристика	124
10.5.2. Метаболизм	125
10.5.3. Биохимические функции.....	125
10.5.4. Синтез.....	126
10.5.5. Авитаминоз.....	126
10.5.6. Практическое применение	126
10.6. Витамин В ₁₂ (цианкобаламин)	126
10.6.1. Общая характеристика	126
10.6.2. Метаболизм	127
10.6.3. Биохимические функции.....	128
10.6.4. Синтез.....	128
10.6.5. Авитаминоз.....	129
10.6.6. Практическое применение	129
10.7. Витамин В ₁₅ (пангамовая кислота).....	130
10.7.1. Биохимические функции.....	130
10.7.2. Синтез.....	130
10.7.3. Практическое применение	131
10.8. Витамин В _с (фолиевая кислота, фолацин).....	131
10.8.1. Общая характеристика	131
10.8.2. Метаболизм	132
10.8.3. Биохимические функции.....	132
10.8.4. Синтез.....	133

10.8.5. Авитаминоз	133
10.8.6. Практическое применение	134
10.9. Витамин С (аскорбиновая кислота)	134
10.9.1. Общая характеристика	134
10.9.2. Метаболизм	135
10.9.3. Биохимические функции	136
10.9.4. Синтез	136
10.9.5. Авитаминоз	136
10.9.6. Практическое применение	137
10.10. Витамины группы Р (биофлавоноиды)	137
10.10.1. Общая характеристика	137
10.10.2. Метаболизм	137
10.10.3. Биохимические функции. Биосинтез	138
10.10.4. Авитаминоз	138
10.10.5. Практическое применение	138
10.11. Витамин Н (биотин)	138
10.11.1. Общая характеристика	138
10.11.2. Метаболизм	139
10.11.3. Биохимические функции	139
10.11.4. Синтез	140
10.11.5. Авитаминоз	140
Глава 11. ГОРМОНЫ. МЕХАНИЗМЫ ДЕЙСТВИЯ	140
11.1. Общая характеристика	140
11.2. Гормоны животных и человека	141
11.2.1. Клетки-мишени	141
11.2.2. Рецепторы	141
11.2.3. Классификация гормонов	142
11.2.4. Биологические свойства гормонов	142
11.2.5. Механизмы действия гормонов	142
11.3. Гормоны растений (фитогормоны)	148
11.3.1. Практическое применение фитогормонов	150
Глава 12. ГОРМОНЫ ЦЕНТРАЛЬНЫХ ЖЕЛЕЗ	150
12.1. Гормоны гипоталамуса	150
12.2. Гормоны гипофиза	152
12.2.1. Адrenокортикотропный гормон (АКТГ)	152
12.2.2. Липотропин	154
12.2.3. Меланоцит-стимулирующий гормон (МСГ)	155
12.2.4. Пролактин	155
12.2.5. Гормон роста (соматотропин, СТГ)	156
12.2.6. Тиреотропный гормон (ТТГ)	156
12.2.7. Гонадотропные гормоны	157
12.2.8. Вазопрессин и окситоцин	158
Глава 13. ГОРМОНЫ ПЕРИФЕРИЧЕСКИХ ЭНДОКРИННЫХ ЖЕЛЕЗ	159
13.1. Общая характеристика	159
13.2. Гормоны щитовидной железы	159
13.3. Гормоны паращитовидной железы	161

13.3.1. Паратгормон.....	161
13.3.2. Кальцитонин (КТ).....	162
13.4. Гормоны надпочечников.....	162
13.4.1. Гормоны мозгового слоя надпочечников.....	162
13.4.2. Гормоны коры надпочечников.....	165
13.5. Половые гормоны.....	168
13.5.1. Андрогены.....	168
13.5.2. Эстрогены.....	170
13.6. Гормоны поджелудочной железы.....	171
13.6.1. Инсулин.....	172
13.6.2. Глюкагон.....	174
13.6.3. Соматостатин.....	175
13.6.4. Практическое применение гормонов поджелудочной железы.....	175
13.7. Гормоны тимуса.....	176
13.8. Простагландины.....	176
13.9. Гормоны желудочно-кишечного тракта (ЖКТ).....	178
Глава 14. НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ. ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ, СТРУКТУРА, ФУНКЦИИ.....	179
14.1. Общая характеристика.....	179
14.2. Химический состав нуклеиновых кислот.....	179
14.2.1. Азотистые основания.....	180
14.2.2. Таутомерия и некоторые другие физико-химические свойства оснований.....	181
14.2.3. Углеводные компоненты.....	181
14.2.4. Нуклеозиды.....	182
14.2.5. Нуклеотиды.....	182
14.3. Природные нуклеотиды, структура, функции.....	183
14.3.1. Макроэргические нуклеотидтрифосфаты.....	183
14.3.2. Циклические нуклеотиды.....	184
14.3.3. Нуклеотиды в составе коферментов.....	184
14.3.4. Синтетические аналоги нуклеотидов, области их применения.....	184
14.4. Структура нуклеиновых кислот.....	185
14.4.1. Структура и функции дезоксирибонуклеиновых кислот.....	185
14.4.2. Структура и функции рибонуклеиновых кислот.....	192
Глава 15. БИОЛОГИЧЕСКОЕ ОКИСЛЕНИЕ. ОСНОВЫ БИОЭНЕРГЕТИКИ.....	197
15.1. Общая характеристика.....	197
15.2. Биологическое окисление.....	200
15.2.1. Никотинамидадениндинуклеотиды.....	201
15.2.2. Флавиновые ферменты.....	202
15.2.3. Хиноны.....	203
15.2.4. Цитохромы.....	203
15.2.5. Белки, содержащие негемовое железо.....	205
15.3. Окислительное фосфорилирование.....	205
15.3.1. Митохондрии как внутриклеточные энергетические центры.....	205
15.3.2. Организация дыхательной цепи транспорта электронов.....	206
15.3.3. Окислительное фосфорилирование: понятие, количественная оценка.....	208

15.3.4. Регуляция митохондриального окисления	209
15.3.5. Механизм окислительного фосфорилирования.....	210
15.4. Свободное окисление	214
15.4.1. Общая характеристика	214
15.4.2. Генерация свободных радикалов	215
15.4.3. Защита от активных форм кислорода (АФК).....	216
Глава 16. ФОТОСИНТЕЗ	218
16.1. Общая характеристика	218
16.2. Хлоропласты — клеточные органеллы фотосинтеза.....	219
16.3. Световые реакции фотосинтеза.....	219
16.4. Механизм световой фазы.....	221
16.5. Темновая фаза фотосинтеза.....	224
16.5.1. С ₄ -путь фотосинтеза глюкозы.....	227
16.5.2. Синтез сахарозы	228
16.5.3. Синтез крахмала и целлюлозы	229
Глава 17. УГЛЕВОДЫ. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ	230
17.1. Общая характеристика	230
17.2. Функции углеводов	230
17.3. Моносахариды: строение, номенклатура.....	231
17.3.1. Физико-химические свойства моносахаридов.....	235
17.4. Олигосахариды.....	239
17.5. Полисахариды (гликаны)	241
17.5.1. Резервные полисахариды.....	241
17.5.2. Структурные полисахариды	243
17.6. Практическое применение углеводов.....	245
Глава 18. АТАБОЛИЗМ УГЛЕВОДОВ	247
18.1. Превращение углеводов в процессе пищеварения.....	247
18.2. Внутриклеточный обмен углеводов	249
18.2.1. Общая характеристика	249
18.2.2. Гликолиз — центральный путь катаболизма глюкозы	250
18.2.3. Гликогенолиз, его связь с гликолизом	257
18.2.4. Энергетический баланс гликолиза и гликогенолиза.....	258
18.2.5. Регуляция гликолиза и гликогенолиза.....	258
18.2.6. Брожение, связь с гликолизом.....	260
18.2.7. Пентозомонофосфатный путь.....	262
Глава 19. АЭРОБНОЕ ОКИСЛЕНИЕ УГЛЕВОДОВ. ЦИКЛ ТРИКАРБОНОВЫХ	
КИСЛОТ	267
19.1. Общая характеристика	267
19.2. Окислительное декарбоксилирование пирувата (ОДП).....	269
19.3. Цикл трикарбонových кислот	272
19.3.1. Химизм реакций цикла трикарбонových кислот (цикл ТКК).....	273
19.3.2. Баланс АТФ в ЦТК.....	276
19.3.3. Регуляция цикла трикарбонových кислот.....	279
Глава 20. АНАБОЛИЗМ УГЛЕВОДОВ	279
20.1. Биосинтез глюкозы (глюконеогенез).....	279
20.1.1. Обходные реакции глюконеогенеза	281
20.1.2. Регуляция глюконеогенеза.....	284

20.2. Биосинтез углеводов из двухуглеродных соединений (ацетил-КоА)	284
20.3. Биосинтез гликогена (гликогеногенез)	286
20.4. Общие принципы регуляции углеводного обмена	289
20.5. Нарушения углеводного обмена	291
Глава 21. ЛИПИДЫ. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ	292
21.1. Общая характеристика	292
21.2. Биологические функции липидов	292
21.3. Классификация липидов.....	293
21.4. Жирные кислоты	294
21.5. Ацилглицеролы	298
21.6. Воска	299
21.7. Фосфолипиды.....	300
21.7.1. Глицерофосфолипиды	300
21.7.2. Сфингофосфолипиды	305
21.8. Гликолипиды (гликосфинголипиды).....	305
21.9. Стероиды	306
21.10. Амфифильные свойства сложных липидов.....	308
Глава 22. БИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕМБРАНЫ	309
22.1. Общая характеристика	309
22.2. Биологические функции мембран.....	309
22.3. Строение биологических мембран	310
22.3.1. Химический состав	310
22.3.2. Молекулярная организация биологических мембран.....	311
22.3.3. Мембранные липиды: липидный бислой.....	311
22.3.4. Мембранные белки	313
22.4. Свойства биологических мембран.....	314
22.5. Механизмы мембранного транспорта	316
22.5.1. Пассивный транспорт	316
22.5.2. Активный транспорт	318
22.5.3. Виды переноса веществ через мембрану	321
22.5.4. Экзоцитоз эндоцитоз	322
22.6. Липосомы — модельные мембраны.....	323
Предметный указатель.....	325