

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

# **БИОХИМИЯ**

**краткий курс лекций**

**для студентов 2 курса**

Направление подготовки  
**19.03.04 «Технология продукции и организация**  
**общественного питания»**

Профиль подготовки  
**Технология и организация**  
**ресторанного дела**

**Саратов 2016**

УДК 577.1(075.8)

ББК 28.072

П92

Р е ц е н з е н т:

Кандидат медицинских наук, доцент кафедры «Факультетской хирургии и онкологии»  
ГБОУ «Саратовский ГМУ им. С.В. Разумовского»

*В.Л. Мещеряков*

П92 **Биохимия:** краткий курс лекций для студентов 2 курса  
направления подготовки **19.03.04 «Технология продукции и организация  
общественного питания»** / Сост.: Л.Г.Ловцова// ФГБОУ ВО «Саратовский  
ГАУ». – Саратов, 2016. – 110 с.

Краткий курс лекций по дисциплине «Биохимия» составлен в соответствии с программой дисциплины и предназначен для студентов направления подготовки **19.03.04 «Технология продукции и организация общественного питания»**. Краткий курс лекций содержит теоретический материал по основным вопросам биологической химии, направлен на формирование у студентов знаний об основных закономерностях биохимических явлений, на применение этих знаний для понимания процессов, происходящих в природе, для решения экологических проблем. Материал ориентирован на вопросы профессиональной компетенции будущих специалистов сельского хозяйства.

УДК 577.1(075.8)

ББК 28.072

© Ловцова Л.Г., 2016  
© ФГБОУ ВО «Саратовский ГАУ», 2016

## ВВЕДЕНИЕ

Биохимия – наука о химическом составе живой материи и о химических процессах, происходящих в живых организмах и лежащих в основе жизнедеятельности.

В основе технологических процессов, протекающих при изготовлении различных продуктов питания, в большинстве случаев лежат биохимические и связанные с ними физико-химические превращения различных компонентов исходного сырья. Качество готовых изделий зависит, в основном, от изменений белков в процессах технологической обработки животного, и растительного сырья. Поэтому изучение строения, физико-химических и биохимических свойств белков тканей, а также их изменений в результате воздействия различных факторов является одной из важнейших задач данной отрасли знаний. Вместе с тем большое значение имеет изучение свойств и биологической роли в прижизненных и послеубойных превращениях других компонентов тканей: углеводов, липидов, экстрактивных веществ, витаминов и т.д.

Для инженера-технолога мясной промышленности особое значение имеет изучение ферментных систем и биохимических процессов, протекающих в животных тканях в послеубойный период и в процессе технологической обработки. Академик А. Н. Бах – основоположник технической биохимии, указывал, что только на основе глубокого понимания ферментативных явлений можно действительно рационально управлять технологическими процессами и гарантированно получать продукты высокого качества.

Таким образом, дисциплина «Биохимия» является основополагающей в формировании специальности инженера-технолога мясной промышленности. Она вооружает его знанием свойств и возможностей рационального использования животного сырья, пониманием необходимости ведения технологического процесса так, чтобы обеспечить сохранение в сырье ценных исходных качеств при изготовлении пищевых, лечебных или технических препаратов.

## ВВЕДЕНИЕ В БИОХИМИЮ

### 1.1. Цель, задачи изучения дисциплины

Биологическая химия - одна из фундаментальных наук, которая необходима для формирования специалистов многих биологических и технических специальностей.

Цель биологической химии состоит в том, чтобы применять сведения о химическом составе и метаболических превращениях в микро- и микроорганизмах в практической деятельности.

Для решения поставленной цели можно выделить следующие задачи:

- Изучить строение и обмен белков, липидов углеводов;
- Изучить механизм действия ферментов, витаминов и нуклеиновых кислот;
- Изучить пути влияния биохимии, при различных процессах технологической обработки продуктов питания животного и растительного происхождения, на качество готовой продукции, его пищевую и биологическую ценность.

### 1.2. Основные этапы развития биохимии

Биологическую химию можно определить как науку, которая изучает химический состав, структуру и свойства веществ, содержащихся в живых организмах, а также обмен энергии и вещества в них. Термин «биохимия» был введен К.Нейбергом в 1903 г.

Биохимию можно условно разделить на три составляющих части: **статическую** биохимию, **динамическую** биохимию и **функциональную** биохимию. Статическая биохимия исследует качественный и количественный химический состав организмов, динамическая биохимия изучает превращения химических соединений и энергии в организмах, функциональная биохимия раскрывает взаимосвязи между составом, структурой, превращениями веществ и физиологическими функциями тканей и органов живых существ.

Основными признаками живой материи являются расщепление – диссимиляция органических веществ, их синтез – ассимиляция и способность к размножению.

Единство процессов диссимиляции и ассимиляции называют **обменом веществ**, а состояние их динамического равновесия – **гомеостазом организма**.

В начале 19 века сформировались понятия о белках, жирах и углеводах, из природных органических источников растительного или животного происхождения были выделены такие вещества как мочевина (Д. Руэлль), глицерин, лимонная, яблочная, молочная кислоты (К. Шееле), аспарагин (Воклен), глюкоза и т.д. Сложилось твердое убеждение о том, что органическое вещество не может быть получено из минерального вещества без участия некоторой «жизненной силы», т.е. гипотеза витализма.

#### 1.2.1. Классификация органических соединений

Наиболее прочной и малозаменяемой частью сложного органического вещества является его углеводородная часть - углеродный скелет. Поэтому в основу классификации органических соединений положен характер их углеродного скелета.

Все остальные соединения, содержащие неуглеродные атомы, рассматриваются как производные углеводородов, в которых водородные атомы замещены на эти гетероатомы (по-гречески -гетерос - иной). Исключение делается лишь для таких структур, в которых гетероатом замыкает цепь углеродных атомов в цикле.

Все органические вещества прежде всего делятся на две большие группы: ациклические соединения с открытой цепью и циклические - с замкнутой цепью.

**1. Ациклические** соединения иначе называют соединениями жирного ряда или алифатическими. Последние названия произошли от того, что к этой группе соединений относятся природные жиры. Эта группа включает в себя все углеводороды и их производные с незамкнутой цепью (прямой или разветвленной). Углеродный скелет их может иметь не только простые - связи, но и кратные -связи.

**2. Циклические** соединения, содержащие в своих молекулах кольца (циклы) делятся на карбоциклические, в которых имеется замкнутая в цикл группировка из нескольких углеродных атомов, и гетероциклические, в которых в замкнутый цикл кроме углеродных атомов входят один или несколько гетероатомов.

Среди них особое место занимают так называемые **ароматические соединения** - шестичленные циклы, содержащие чередующиеся три ординарные или три двойные углерод-углеродные связи или углерода с гетероатомом. Родоначальным соединением класса ароматических соединений является бензол.



К ароматическим соединениям относятся также пятичленные циклы, содержащие в цикле две двойные связи и гетероатом, несущий два свободных электрона, например фуран



Чаще всего в образовании гетероциклических колец участвуют атомы азота, серы, кислорода.

### 1.2.2. Понятие о функциональных группах и классах органических веществ

Большое число производных углеводородов представляет собой вещества, молекулы которых состоят из двух частей: углеводородных остатков, химические свойства которых в большинстве случаев близки, и групп, каждая из которых обладает характерной реакционной способностью. Эти группы в основном и определяют химический характер молекул, главнейшее направление химических превращений данного класса органических соединений. Так, например, молекулы метилового спирта  $\text{CH}_3\text{OH}$ , метиламина  $\text{CH}_3\text{-NH}_2$ , уксусной кислоты  $\text{CH}_3\text{COOH}$  состоят из одного углеводородного радикала - метила, поэтому все они относятся к большой группе ациклических соединений - к производным алканов.

И в то же время содержат, соответственно, гидроксильную группу-ОН, аминогруппу-  $\text{NH}_2$  и карбоксильную группу -  $\text{COOH}$ . Именно эти группы и определяют принадлежность вещества к определенному классу соединений (спирты, амины, кислоты).

Такие группы как -OH, NH<sub>2</sub>, -COOH, -SO<sub>3</sub>H и т.д. в основном определяющие характер химического поведения соединения, называются функциональными или функциями. Или иначе: атом или группа атомов, которая определяет строение данного класса органических соединений и одновременно их свойства, называется функциональной группой.

Чрезвычайно важным является то, что функциональные группы в различных соединениях (например, аминогруппа в CH<sub>3</sub>NH<sub>2</sub>, (CH<sub>3</sub>)<sub>2</sub>NH, (CH<sub>3</sub>)<sub>3</sub>N) в основном обладают одинаковым химическим характером. Это обстоятельство имеет важное значение для классификации органических соединений и изучения зависимости реакционной способности от химического строения.

### 1.3. Основные классы органических соединений входящих в состав живых организмов

**1. Углеводороды** - наиболее простые представители соединений алифатического, алициклического и ароматического рядов. Общая формула их R - может быть алифатическим, алициклическим или ароматическим радикалом.

**2. Галогенопроизводные** - галогеноалканы. Это вещества, получаемые из углеводородов замещением одного или нескольких атомов водорода на атомы галогена. Соответственно этому различают фтористые, хлористые, бромистые и йодистые органические соединения. Общая формула моногалогенпроизводных - R-Hal.

#### 3. Кислородосодержащие производные.

**Спирты** или алкоголи содержат в молекуле гидроксильную группу - OH, связанную с алифатическим или алициклическим радикалом. Общая формула этих соединений - R-OH.

**Гидроксильная** группа, связанная с ароматическим радикалом образует новый класс соединений - фенолы.

**Простые эфиры** содержат кислород, связанный с двумя одинаковыми или разными радикалами R-O-R.

**Альдегиды и кетоны** содержат в молекуле двухатомную группу C=O, называемую карбонильной или радикалом-карбонилем. В альдегидах карбонил соединен с атомом водорода и углеродным радикалом.

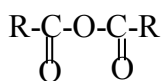


В кетонах карбонил соединен с двумя углеводородными радикалами

**Органические карбоновые** кислоты содержат в молекуле карбоксильную группу (радикал карбоксил)-COOH, представляющую собой сочетание карбонильной и карбоксильной группы.

**Галогенангидриды** - продукты замещения гидроксильной группы карбоксила кислот на галоген.

**Ангидриды** - функциональные производные карбоновых кислот, получаемые отщеплением воды от двух карбоксильных групп одной из различных карбоновых кислот.



**Сложные эфиры** - функциональные производные карбоновых кислот, которые получают замещением гидроксильной группы карбоксила на алкоксильную группу (-OR).

#### 4. Производные, содержащие серу.

**Тиоспирты** содержат в молекуле сульфгидрильную (тио) группу – SH



**Тиоэфиры** построены по типу простых эфиров. Иначе эти соединения называются сульфидами.

**Сульфокислоты** содержат одноатомный радикал – сульфоксил



#### 5. Производные, содержащие в функциональной группе азот.

Важнейшие из них:

**Амины.** Они могут быть первичными, вторичными и третичными, содержащие соответственно функции: аминогруппу - NH<sub>2</sub>, иминогруппу NH и нитрилогруппу >N - . В аминах атомы азота соединены соответственно с одним, двумя и тремя углеродными радикалами.

**Нитрилы** или цианистые соединения содержат одноатомную функциональную группу - C≡N . Общая формула таких соединений R-C≡N

**Амиды** функциональные производные карбоновых кислот, получаемые замещением гидроксильной группы карбоксила на амино-группу. Общая формула

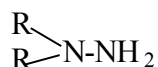
**Нитросоединения** содержат в углеводородном радикале одну или несколько нитрогрупп - NO<sub>2</sub>.



**Нитризокислоты** содержат нитрозогруппу - N=O



**Органические гидразины** содержат несимметричные остатки молекулы гидразина (NH<sub>2</sub>-NH<sub>2</sub>), а именно: - NH-NH<sub>2</sub> или N-NH<sub>2</sub> (функциональная группа соединена с двумя углеводородными радикалами): R-NH-NH<sub>2</sub>,



Соединения, в которых группа N-NH<sub>2</sub> связана с одним углеводородным радикалом, называются гидразонами. Гидрозосоединения содержат симметричные остатки или



или -NH-NH-: R-NH-NH-R.

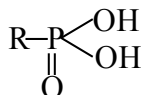
**Азосоединения** - содержат азогруппу - N=N -, связанную с двумя углеводородными радикалами:



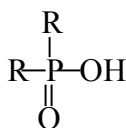
**Диазосоединения.** Азогруппа в этих соединениях одновременно связана с одним углеводородным остатком с одной стороны и с неуглеродным атомом с другой стороны, например, как в соединении  $C_6H_5N=N-SO_3Na$

### 6. Органические соединения фосфора.

Фосфины - построены аналогично аминам. Существуют соединения, содержащие группы -  $PH_2$ , =  $PH$  и = $P$  - (первичные, вторичные и третичные фосфины).



Если атом фосфора с двумя углеводородными радикалами кислоты носят название фосфиновых.

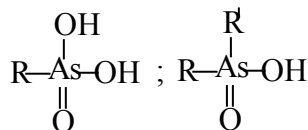


### 7. Мышьякорганические соединения.

Арсины имеют строение:  $R-AsH_2$ ,  $R_2AsH$ ,  $R_3As$ .

В хлорарсинах мышьяк связан одновременно с углеводородным радикалом по типу:  $R-AsHCl$ ,  $R-AsCl_2$ .

**Алкилмышьяковые кислоты** имеют строение, аналогичное фосфиновым кислотам:



**8. Металлорганические соединения** содержат атомы металла непосредственно связанные с атомами углерода. Различают «полные» металлорганические соединения, в которых атом металла связан только с углеводородными радикалами, например:  $CH_3-Hg-CH_3$  и «смешанные» металлорганические соединения, где атом металла связан еще с не углеродным атомом, например:  $C_2H_5-MgBr$

### 9. Соединения со смешанными функциями.

Соединения, производимые от углеводов замещением в них двух или более атомов водорода на одинаковые или различные функциональные группы, называются **многоатомными соединениями**. Эти классы соединений обыкновенно получают название, отвечающее содержащимся в них различным функциональным группам.

-вещества называются альдегидспиртами или окси-альдегидами, если в молекуле присутствует одновременно гидроксильная группа (-OH) и карбоксильная (-COOH) - оксикислотами, аминогруппа (-NH<sub>2</sub>) и гидроксильная (-OH)-аминосспиртами-NH<sub>2</sub> и -COOH - аминокислотами.

## 1.4. Общая характеристика и биологическое значение белков

Высокомолекулярные соединения, состоящие из аминокислотных остатков, связанные **пептидными связями** между карбоксильной группой одной из аминокислот и α-аминогруппой другой, являющиеся белками, составляющие большую часть массы тела, абсолютно необходимы для выполнения функций: движения, размножения, выделения, воспроизведения.



Белки образуют коллоидные растворы, которые неустойчивы, микрогетерогенные, легко выпадают в осадок. Элементарный состав белков:

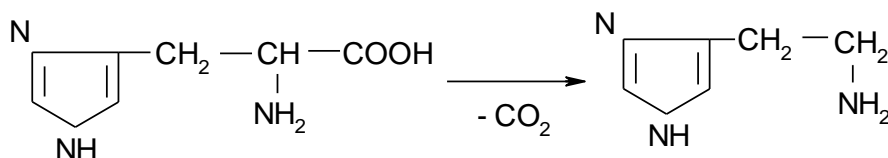
- углерод – 50-54%;
- кислород – 23%;
- азот – 16%;
- водород – 7-8%;
- сера – 0-3%.

Все белки состоят из **аминокислот**, которые являются «кирпичиками» в белках. В настоящее время известно более 300 аминокислот. Они белые, кристаллические вещества, растворимые в воде или в физ. Растворе, сладкие или горькие, имеют температуру плавления – 220-315<sup>0</sup>С. В состав белка входят только 20 аминокислот, они называются протеиногенными.

### 1.4.1. Биологическая роль аминокислот

1. Аминокислоты необходимы для обновления и синтезе белковых молекул.

2. В организме из аминокислот образуется множество физиологически и фармакологически активных веществ, которые регулируют функции организма.



Гистидин

Гистамин

Гистамин является высокоактивным амином. Он накапливается в организме при всех видах аллергии, вызывает увеличение проницаемости капилляров. В результате при аллергии наступает слезотечение, насморк, отечность и т.д.

3. В условиях длительного голодания, ночного голодания, при тяжелых заболеваниях углеродный скелет аминокислот сгорать давая энергию, т.к. белков в организме 40-45%, то аминокислоты сгорая могут длительное время обеспечивать организм энергией (энергетическая роль).

### Вопросы для самоконтроля

1. Предмет биологической химии и его значение.
2. Основные классы органических соединений.
3. Функциональные группы.
4. Основные этапы развития биохимии.
5. Биологическая роль аминокислот.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### Основная

1. Березов, Т. Т. Биологическая химия : учебник / Т. Т. Березов, Б. Ф. Коровкин. - 3-е изд., перераб. и доп. - М. : Медицина, 2012. - 704 с. ISBN 978-5-2251-0013-1.
2. Горбатова, К.К., Биохимия молока и молочных продуктов [Текст]: учебник / К. К. Горбатова. - 4-е изд., перераб. и доп. - СПб. : ГИОРД, 2010. - 336 с. : ил. - ISBN 978-5-98879-112-6

3. Григорьев, В. С., Лекции по биохимии с основами физической и коллоидной химии: Учеб. пособие [Текст] : учебное пособие / В.С. Григорьев. - Самара : СГСХА, 2003. - 437 с.
4. Данилова, Н. С., Физико-химические и биохимические основы производства мяса и мясных продуктов : учебное пособие / Н. С. Данилова. - М. : Колос С, 2008. - 280 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-9532-0513-9
5. Пустовалова, Л. М., Основы биохимии для медицинских колледжей [Текст] : учебное пособие / Л. М. Пустовалова. - Ростов н/Д. : Феникс, 2003. - 448 с. - (Серия "Медицина для вас"). - ISBN 5-222-03395-3

#### Д о п о л н и т е л ь н а я

1. Ленинджер, А., Основы биохимии. М.: Мир. – 1985.–В 3-х том.-1050 с.
2. Тюкавкина, Н.А., Биоорганическая химия./ Бауков Ю.И. – М.: Медицина – 1991. 528 с. ISBN 5-7107-8994-1
3. Блинов, В.А., Основы клинической биохимии человека и животных./ Калюжный И.И. – Саратов: ПКИ. – 1996. – 246 с. ISBN 5-7633-0783-6
4. Буришина, С.Н., Биологическая химия с основами физической и коллоидной./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. Методические указания. В 2-х частях. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
5. Гидранович, В.И. Биохимия. Минск: ТетраСистемс, – 2012. – 528 с. ISBN 978-985-536-244-0
6. Блинов, В.А., Биологическая химия (курс лекций)/ В.А. Блинов, И.А. Сазонова; ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов: «Экспресс-тиражирование», 2007. – 398 с
7. Буришина, С.Н., Биологическая химия с основами физической и коллоидной. Методические указания. В 2-х частях./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
8. Серянов Ю.В. Краткий курс биохимии. Учебное пособие для студентов биомедицинских специальностей и аспирантов./ Фоменко Л.А., – Саратов: «СГТУ» - 2007. – 150 с.
9. базы данных, информационно-справочные и поисковые системы, Агропоиск, полнотекстовая база данных иностранных журналов Doal, поисковые системы Rambler, Yandex, Google.

## БЕЛКИ. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ

### 2.1. Особенности строения белков

**Белки** – это высокомолекулярные соединения, состоящие из аминокислотных остатков, связанные **пептидными связями** между карбоксильной группой одной из аминокислот и  $\alpha$ -аминогруппой другой. Все белки состоят из **аминокислот**, в состав белка входят только 20 аминокислот, они называются протеиногенными.

Для этих аминокислот характерны свои специфические свойства и они могут образовываться, если с углеродным скелетом карбоновых кислот соединяются функциональные группы:

#### Углеродный скелет аминокислот

$\text{CH}_3 - \text{COOH}$  – уксусная кислота

$\text{CH}_3 - \text{CH}_2 - \text{COOH}$  – пропионовая кислота

$\text{CH}_3 - \text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \text{COOH}$  – масляная кислота

$\text{CH}_3 - \text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \text{COOH}$  – валерьяновая кислота

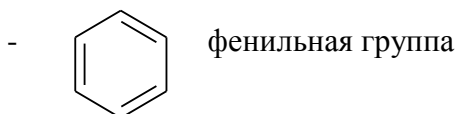
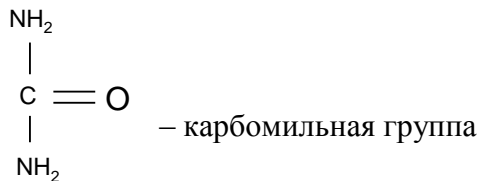
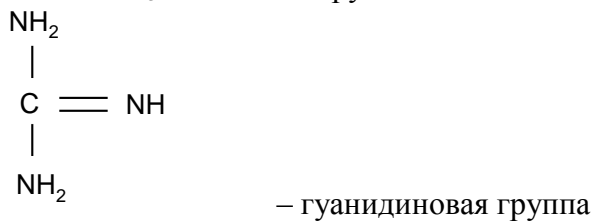
$\text{CH}_3 - \text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \text{COOH}$  – капроновая кислота

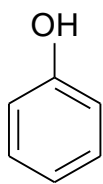
$\text{HOOC} - \text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \text{COOH}$  – янтарная кислота

$\text{HOOC} - \text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \text{COOH}$  – глутаровая кислота.

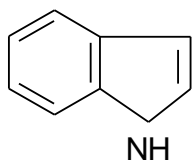
#### 2.1.1. Функциональные группы аминокислот:

- $\text{NH}_2$  – аминогруппа
- $\text{NH}$  - иминогруппа
- $\text{OH}$  – гидроксильная группа
- $\text{CH}_3$  – метильная группа
- $\text{SH}$  – сульфгидрильная группа
- $\text{S} - \text{S}$  – дитиогруппа
- $\text{S} - \text{CH}_3$  – метилтиогруппа

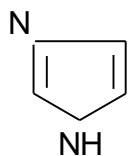




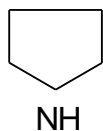
- параоксифенильная группа



- индолильная группа

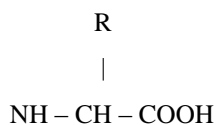


- имидазольная группа



- ядро пирролидина

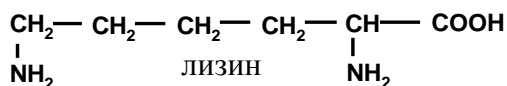
Все аминокислоты имеют следующую общую формулу:



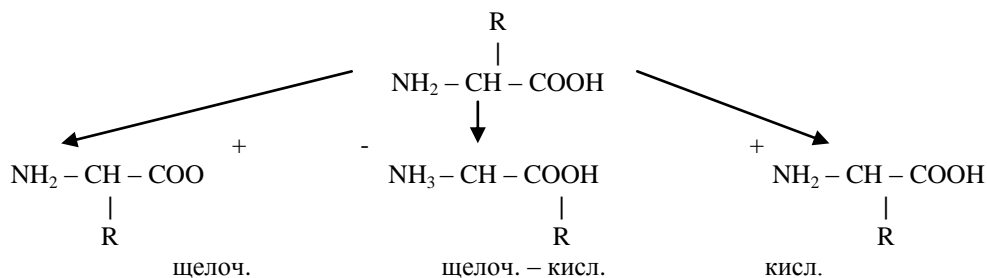
### 2.1.2. Особенности строения протеиногенных аминокислот

1. Аминокислоты являются производными карбоновых кислот.
2. Все аминокислоты являются  $\alpha$  - аминокислотами и обязательно у  $\alpha$ -углеродного атома содержится аминогруппа.

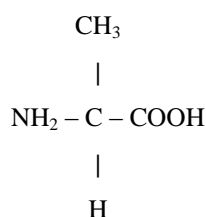
Если в аминокислоте имеются две аминогруппы, то вторая аминогруппа будет находиться у последнего углеродного атома.



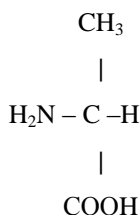
3. Аминокислота содержит амино- и карбосильную группы и поэтому может вести себя как кислота или как щелочь., т.е. аминокислоты являются амфотерными, а такое их свойство называется амфотерностью.



4. Все аминокислоты кроме глицина имеют ассиметрический атом углерода. Ассиметрическим называют тот атом углерода, который содержит 4 разные функциональные группы



5. Аминокислоты входящие в состав белка относятся к L – ряду, а не к D – ряду. L – аминокислоты горькие и безвкусные, а D – аминокислоты сладкие, входят в состав лекарств – антибиотиков.



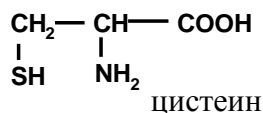
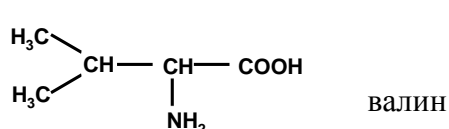
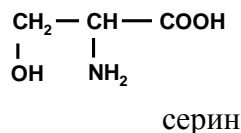
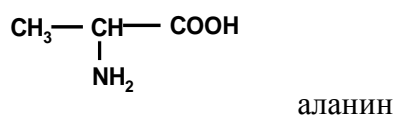
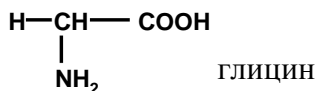
В аминокислотах L – ряда аминогруппа стоит слева от оси.

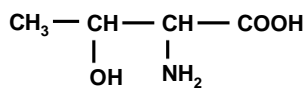
## 2.2. Классификации аминокислот

1. По химическому строению:

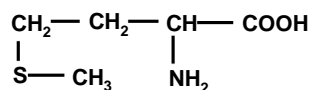
а) *ациклические*

1. Моноаминомонокарбоновые (глицин, аланин, серин, валин)





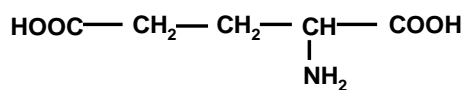
треонин



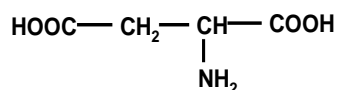
метионин

2. Моноаминодикарбоновые (аспарагиновая кислота, глутаминовая кислота)

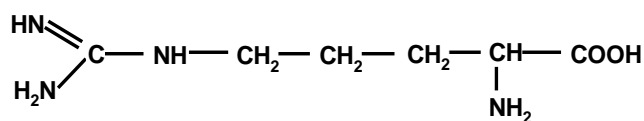
глутаминовая



аспарагиновая



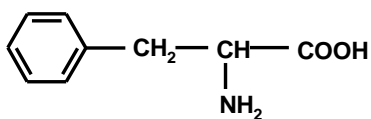
3. Диаминомонокарбоновые (лизин, аргинин и т.д.)



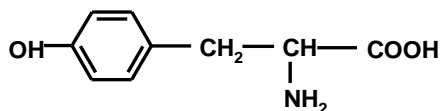
аргинин

б) *циклические*

1. гомоциклические (фенилаланин, тирозин), они в цикле не имеют азота.

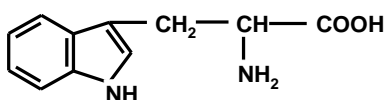


фенилаланин

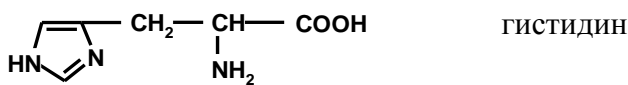


тирозин

2. гетероциклические, в цикле имеют N (триптофан, гистидин, пролин).



триптофан



2. В зависимости от полярности групп:

а) гидрофобные, неполярные (аланин, валин, лейцин, изолейцин, пролин, фенилаланин, триптофан, метионин).

б) полярные, незаряженные – легче растворимы в воде, т.к. их полярные группы могут образовывать водородные связи с молекулами воды (тирозин, треонин, серин, цистеин).

в) положительно заряженные (лизин, аргинин, гистидин).

г) отрицательно заряженные (глутаминовая кислота, аспаргиновая кислота)

3. По биологическому значению:

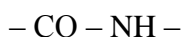
а) заменимыми, т.е. они синтезируются в организме и их поступление с пищей необязательно.

б) незаменимые, должны обязательно поступать с пищей, т.к. в организме не синтезируются (валин, лейцин, изолейцин, треонин, метионин, триптофан, фенилаланин, лизин).

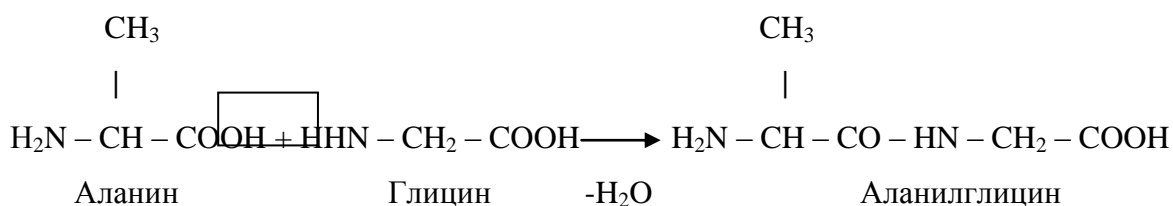
Две аминокислоты являются условно заменимыми: аргинин, гистидин

### 2.3. Пептиды

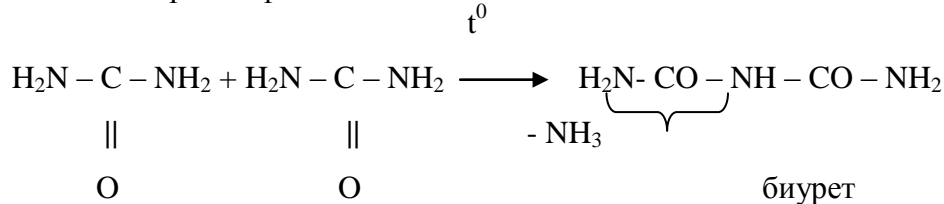
**Пептиды** – это низкомолекулярные органические соединения, в которых аминокислоты связываются между собой пептидной или амидной связью



В пептидах  $\alpha$ -карбоксильная группа одной аминокислоты взаимосвязана с  $\alpha$ -аминогруппой другой аминокислоты. При этом в аминокислоте которая потеряла карбоксильную группу окончание –ин меняет на –ил.



Пептиды в щелочном растворе в присутствии солей сернокислой меди образуют фиолетовый или красно-фиолетовый цвет.



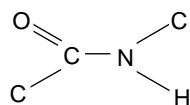
### 2.3.1. Свойства пептидной связи

➤ 6 атомов пептидной группы лежат в одной плоскости, между углеродом и азотом, связь на 590% является двойной, ее размер  $1,32\text{Å}$ .

➤  $\alpha$ -углеродные атомы пептидной связи находятся в трансположении относительно связи C – N, поэтому вращение вокруг пептидной связи не возможно. Тогда как основная цепочка находится в постоянном вращении.

#### Номенклатура

При распаде белка образуются крупные полипептидные цепи – альбумозы и пептозы. Дальнейшее расщепление полипептидов дает образование олигопептидов (они могут быть ди-, три-, тетра- и до 20). Если пептиды состоят из одних и тех же аминокислот, то они называются монотонными, или гомопептиды, если из разных – гетеропептиды. Полипептиды содержат 20-50 аминокислотных остатков.



### 2.3.2. Биологическая роль пептидов

В настоящее время пептидам придается особая роль в регуляции функций организма. Группы пептидов:

а) **Пептиды - гормоны.** В задней доле гипофиза накапливается два монопептида: окситоцин и вазопрессин. Окситоцин вызывает сокращение гладкой мускулатуры матки, усиливает лактацию. Вазопрессин повышает кровяное давление. Основная роль заключается в реабсорбации первичной мочи. Инсулин вырабатывается  $\beta$  – клетками поджелудочной железы, стимулирует способность клеток использовать глюкозу.

б) **Пептиды-антибиотики.** Многие антибиотики - пептиды (ампицилин – дипептид, тетрациклин – тетрапептид). Во всех антибиотиках хотя бы одна кислота относится к Д-ряду. Антибиотики имеют следующее действие:

1. Угнетают активные ферменты необходимые для построения белков.
2. Антибиотики не позволяют микробам строить клеточную стенку.
3. Антибиотики ионофоры – изменяют проницаемость клеточной мембраны для различных ионов, выход их становится хаотичным, что нарушает способность к жизнедеятельности.

в) **Опиоидные пептиды.** В 1975 году в нервной системе были обнаружены пентепептиды которые оказывали все эффекты морфия: тормозили дыхание, вызывали сон, запоры, повышение настроения. Затем было установлено, что эти пептиды осуществляют межклеточные, регуляторные функции, содержание их снижается во



время сна. Лежат в основе психических расстройств, живут мало, легко разрушаются специальными ферментами.

Недавно в белке молока – казеине, был выделен пептид который обладал опиоподобными свойствами (бета-казеиноморфин). Регулирует пищеварение, состояние нервной системы, кроветворение и обмен веществ.

г) **Пептиды – ангиотонины**. Вызывают расширение капилляров. Брадикинин регулирует перистатику. Р – пептид вызывает сон. Некоторые пептиды очень токсичны (амонитин – грибок).

#### **2.4. Структурная организация белков**

Белки – сложные соединения. Понять их свойства по элементарному составу невозможно. Поэтому в процессе изучения белков были выделены и конформации – пространственное расположение.

##### **Первичная структура**

Это последовательность аминокислотных остатков соединенных пептидной связью, в молекуле белка является основной, генетически детерминирована и любые изменения ее приводят к потере функций белка.

Представляет собой линейную цепь аминокислот, расположенных в определенной последовательности и соединенных между собой пептидными связями. Первичная структура каждого индивидуального белка закодирована в молекуле ДНК (участке, называемом геном) и реализуется в ходе транскрипции (переписывании информации на м-РНК) и трансляции (синтез пептидной цепи).

##### **Вторичная структура**

Вторичная структура белка – это пространственная структура, образующаяся в результате взаимодействий между функциональными группами аминокислот, входящих в состав белка. При этом пептидная цепь может приобретать регулярные структуры двух типов:  $\alpha$ -спираль и  $\beta$ -структуры. Спирализация полипептидной цепи обеспечивается водородными связями, возникающими между амино- и карбоксильными группами, пептидной связью, расположенной на противоположных витках спирали, а также гидроксильными группами тирозина и серина.

##### **Третичная структура**

Это форма закрученной спирали в пространстве. Третичная структура белка после завершения его синтеза в рибосомах формируется автоматически, самопроизвольно и полностью предопределяется первичной структурой. Основной движущей силой в возникновении трехмерной структуры является взаимодействие радикалов аминокислот с молекулами воды.

##### **Четвертичная структура**

Четвертичная структура белка – это способ укладки в пространстве нескольких полипептидных цепей, имеющих первичную, вторичную и третичную структуры. Многие функциональные белки состоят из нескольких полипептидных цепей, соединенных нековалентными связями. Каждая отдельно взятая полипептидная цепь, получившая название протомера, мономера или субъединицы, чаще всего не обладает биологической активностью.

Для четвертичной структуры характерны особенности:

1. **Комплементарность протомеров** – протомеры взаимодействуют между собой в строго определенных точках, называемых контактными поверхностями.

2. **Самосборка молекулярных структур.**

Если в результате диссоциации произошло расхождение протомеров, то восстановление нормальных условий приводит к их ассоциации по принципу комплементарности.

### 3. Кооперативные изменения конформации протомеров.

Четвертичная структура состоит из субъединиц, изменение одной субъединицы приводит к изменению конформации других субъединиц.

#### 2.4.1. Функции белков

1. **Ферментативная** — в клетке участвуют в биохимических реакциях 2000 различных ферментов, и все они по химической природе — белки (простые или сложные).

2. **Гормональная** — в организме человека 50% всех гормонов имеют белковую природу.

3. **Рецепторная** — избирательное связывание различных регуляторов — гормонов, биогенных аминов, простагландинов, медиаторов, циклических мононуклеотидов, протекает с помощью белков-рецепторов.

4. **Структурная** (пластическая) — мембраны всех клеток и субклеточных единиц представляют собой бислой: белки и фосфолипиды, т. е. белки играют роль в формировании всех клеточных структур.

5. **Иммунологическая** — гуморальный иммунитет организма человека связан с наличием  $\gamma$ -глобулинов (антител).

6. **Гомеостатическая** — свертывание крови связано с наличием в крови белков свертывания крови (факторов).

7. **Противосвертывающая** — антитромбиновая, антитромбопластиковая и фибринолитическая системы связаны с наличием в крови соответствующих белков.

8. **Геннорегуляторная** — белки-гистоны, кислые белки играют роль в регуляции процесса трансляции.

9. **Транспортная** — перенос  $O_2$ , ВЖК, липидов, стероидов, витаминов, лекарственных веществ осуществляют различные фракции белков крови.

10. **Сократительная** — в работе мышц участвуют белки: актин, миозин, тропонин и тропомиозин.

11. **Обезвреживающая** — при отравлениях солями тяжелых металлов (свинец, медь, цинк и др.) и алкалоидами противоядием являются белки (особенно молочных продуктов).

12. **Опорная** (механическая) — прочность соединительной, хрящевой и костной ткани за счет белков — коллагена, эластина.

13. **Энергетическая** — 1 г. белка, окисляясь до конечных продуктов — мочевины, углекислого газа и воды, дает 4,1 ккал энергий.

#### 2.4.2. Физико – химические свойства белков

Белки – высокомолекулярные соединения. Для них характерны следующие свойства: высокая вязкость растворов, способность к сильному набуханию, оптическая активность, подвижность в электрическом поле, низкое осмотическое давление и высокое онкотическое. Наиболее важные: молекулярная масса, растворимость, денатурация, гидратация, ионизация, размер и форма молекул.

### 2.4.3. Классификация белков

#### 1. По химическому строению.

а) простые белки, которые при гидролизе дают только аминокислоты (альбумин, глобулин, гистоны).

б) сложные белки, которые при гидролизе дают аминокислоты и небелковые группы.

В зависимости от небелковых групп:

1. Гликопротеины (углеводы),
2. Липопротеины (жиры),
3. Нуклеопротеины (нуклеиновые кислоты),
4. Фосфопротеины (фосфор),
5. Хромопроотеины,
6. Металлопротеины (металлы).

#### 2. По конформации:

а) Глобулярные белки. Выполняют динамическую функцию (альбумин, глобулин, пепсин и т.д.)

б) Фибриллярные белки. Выполняют опорную функцию (коллаген, эластин, кератин, фибрин)

#### 3. В зависимости от растворимости (предложена Д.Н. Прянишниковым):

- а. Растворимые в воде (альбумин),
- б. Растворимые в слабых солевых растворах (глобулин),
- с. Растворимые в 60-80% спирте (проламины – растительные белки)
- д. Растворимые в 0,2% кислот и щелочей (глутелины – растительные белки)
- е. Белковоподобные вещества или протеиноиды растворимые в сильных минеральных кислотах (коллаген, эластин, кератин, фиброин).

Проламины являются растительными белками. В них отсутствует лизин, много глутаминовой кислоты и пролина. Имеют низкую питательную ценность (глиодин – из пшеницы, гордеин – из ячменя, зеин – из кукурузы).

Глутелины – белки злаков, биологически ценные, имеют лизин.

Протеиноиды – белки рогов, копыт, связок, сухожилий, фасций. Многие не пригодны для питания.

#### 4. По биологическим функциям:

1. Белки регуляторы активности генома. Протамины и гистоны – щелочные белки, т.к. протамины содержат до 80%, а гистоны содержат до 20-30% диаминокислоты (аргинина и лизина). Протамины придают ДНК стабильную, компактную форму и обеспечивают ее транспорт. Гистоны -

нейтрализуют отрицательный заряд ДНК, угнетение или стимуляция синтеза ДНК, торможение синтеза РНК, освобождение РНК с ДНК.

2. Транспортные белки (альбумин сыворотки крови, альбумин молока (лактальбумин), мышц (миоальбумин)). В сыворотке крови 40-50г/л. Альбумин сыворотки крови выполняет функции:

1. Регуляция осмотического давления крови,
2. Транспортировка по крови жирных кислот, гормонов, холестерина, минеральных солей, витаминов.

3. На своей поверхности имеют тиоловые, имидозольные, гуанидиновые группы, которые обезвреживают эндогенные и экзогенные яды.

4. Являются условным депо белка в организме.

Помимо альбумина транспортными белками являются следующие глобулины: церрулоплазмин – перенос ионов меди из печени в клеточные органеллы; трансферин – перенос ионов трехвалентного железа; гемоглобин – кислород, углекислый газ;

### Вопросы для самоконтроля

1. Общая характеристика и функции белков.
2. Физико-химические свойства белков.
3. Общая характеристика и физико-химические свойства аминокислот.
4. Классификация аминокислот.
5. Строение и свойства ациклических аминокислот.
6. Строение и свойства циклических аминокислот.
7. Пептидная теория строения белка. Свойства пептидной связи. Природные пептиды и их значение
8. Структурная организация белков.
9. Классификации белков.
10. Особенности белкового и аминокислотного состава продуктов питания животного происхождения.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### Основная

1. *Березов, Т. Т.* Биологическая химия : учебник / Т. Т. Березов, Б. Ф. Коровкин. - 3-е изд., перераб. и доп. - М. : Медицина, 2012. - 704 с. ISBN 978-5-2251-0013-1.
2. *Горбатова, К.К.*, Биохимия молока и молочных продуктов [Текст]: учебник / К. К. Горбатова. - 4-е изд., перераб. и доп. - СПб. : ГИОРД, 2010. - 336 с. : ил. - ISBN 978-5-98879-112-6
3. *Григорьев, В. С.*, Лекции по биохимии с основами физической и коллоидной химии: Учеб. пособие [Текст] : учебное пособие / В.С. Григорьев. - Самара : СГСХА, 2003. - 437 с.
4. *Данилова, Н. С.*, Физико-химические и биохимические основы производства мяса и мясных продуктов : учебное пособие / Н. С. Данилова. - М. : Колос С, 2008. - 280 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-9532-0513-9
5. *Пустовалова, Л. М.*, Основы биохимии для медицинских колледжей [Текст] : учебное пособие / Л. М. Пустовалова. - Ростов н/Д. : Феникс, 2003. - 448 с. - (Серия "Медицина для вас"). - ISBN 5-222-03395-3

#### Дополнительная

1. *Ленинджер, А.*, Основы биохимии. М.: Мир. – 1985.–В 3-х том.-1050 с.
2. *Тюкавкина, Н.А.*, Биоорганическая химия./ Бауков Ю.И. – М.: Медицина – 1991. 528 с. ISBN 5-7107-8994-1
3. *Блинов, В.А.*, Основы клинической биохимии человека и животных./ Калюжный И.И. – Саратов: ПКИ. – 1996. – 246 с. ISBN 5-7633-0783-6

4. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. Методические указания. В 2-х частях. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
5. *Гидранович, В.И.* Биохимия. Минск: ТетраСистемс, – 2012. – 528 с. ISBN 978-985-536-244-0
6. *Блинов, В.А.*, Биологическая химия (курс лекций)/ В.А. Блинов, И.А. Сазонова; ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов: «Экспресс-тиражирование», 2007. – 398 с
7. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной. Методические указания. В 2-х частях./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
8. *Серянов Ю.В.* Краткий курс биохимии. Учебное пособие для студентов биомедицинских специальностей и аспирантов./ Фоменко Л.А., – Саратов: «СГТУ» - 2007. – 150 с.
9. Базы данных, информационно-справочные и поисковые системы, Агропоиск, полнотекстовая база данных иностранных журналов Doal, поисковые системы Rambler, Yandex, Google.

## ФЕРМЕНТЫ. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА, СВОЙСТВА

### 3.1. Общая характеристика ферментов

**Ферменты (энзимы)** – биологические катализаторы, ускоряющие химические реакции обмена веществ в организме, в химическом отношении являются белками.

По строению ферменты делятся на:

- простые или однокомпонентные;
- сложные или двухкомпонентные (холоферменты).

**Простые ферменты** представляют собой простые белки и при гидролизе распадаются только на аминокислоты (пепсин, трипсин, уреазы и др.).

**Сложные ферменты** – холоферменты, являются сложными белками и, помимо, полипептидных цепей содержат небелковый компонент (**кофактор**). Белковая часть двухкомпонентного фермента называется **апоферментом**.

Кофакторы могут иметь различную прочность связи с апоферментом.

Если кофактор прочно связан с полипептидной цепью, он называется **протетической группой**. Между протетической группой и апоферментом – ковалентная связь. Если кофактор легко отделяется от апофермента и способен к самостоятельному существованию, то такой кофактор называется **коферментом**.

### 3.2. Биологическая роль кофакторов

**Химическая природа кофакторов** крайне разнообразна. Роль кофакторов в двухкомпонентных ферментах играют:

- 1 – большинство витаминов (Е, К, Q, С, Н, В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, В<sub>6</sub>, В<sub>12</sub> и др.);
- 2- соединения нуклеотидной природы (НАД, НАДФ, АТФ, КоА, ФАД, ФМН), а также целый ряд др. соединений;
- 3 – липолевая кислота;
- 4 – многие двухвалентные металлы (Mg<sup>2+</sup>, Mn<sup>2+</sup>, Ca<sup>2+</sup> и др.).

Например, витамины В<sub>2</sub> и В<sub>5</sub> в составе НАД, НАДФ, ФАД, ФМН осуществляют перенос водорода в окислительно-восстановительных реакциях, витамин В<sub>1</sub> участвует в декарбоксилировании кетокилот, пантотеновая кислота – перенос ацильных групп, витамин В<sub>6</sub> – перенос аминогрупп.

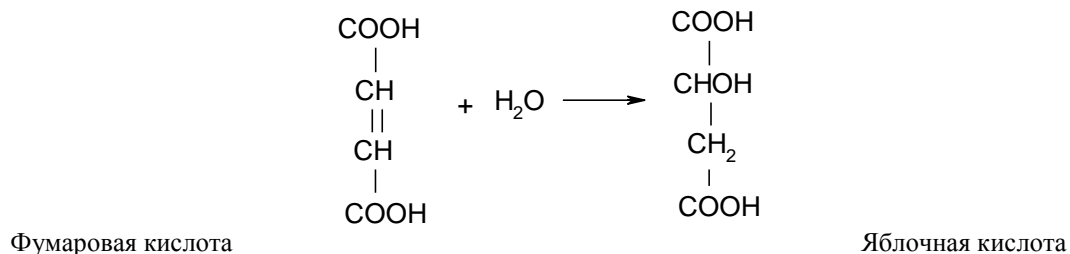
Потеря кофактора в результате диссоциации или отсутствие его, при авитаминозе. Приводит к утрате ферментативной активности и нарушению обмена веществ.

### 3.3. Свойства ферментов

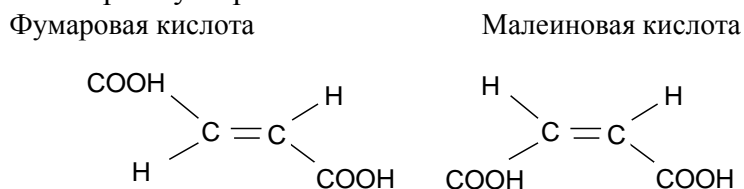
1. Все ферменты – термолабильны, т.е. оптимум действия 0-45<sup>0</sup>С. При увеличении температуры на каждые 10<sup>0</sup>, но до 50<sup>0</sup>, активность ферментов возрастает в 2 раза (правило Вант-Гоффа). При температуре 80-90<sup>0</sup> ферменты денатурируются. Но есть исключения, миокиназа выдерживает 100<sup>0</sup>. При температур около 0<sup>0</sup>С фермент обычно не разрушается, но активность их падает до нуля.

2. Ферменты специфичны; различают абсолютную и относительную специфичность. **Относительная (групповая) специфичность** наблюдается, когда фермент катализирует реакции одного типа с более чем одним структуроподобным субстратом.

**Абсолютная специфичность** проявляется тогда, когда фермент действует лишь на одно – единственное вещество и катализирует лишь определенное превращение данного вещества. Например: фермент уреазы катализирует гидролиз мочевины; сахараза - катализирует превращение только сахарозы.



**Стереоспецифичность** - фермент катализирует превращение только одного из возможных стереоизомеров субстрата.



3. Ферменты для своего действия требуют строго определённого значения pH среды, такая концентрация ионов водорода необходима для ионизации субстрата, для сохранения активности ферментов, связи между коферментом и апоферментом.

Кислая фосфатаза при pH = 4,5, амилаза слюны при pH = 6,8, трипсин 7,5-8,5 и т.д.

4. Ферменты обладают высокой каталитической активностью (например, холинэстераза за 1 сек. расщепляет 300000 молекул ацетилхолина).

5. Обратимость действия. Большинство ферментов легко катализируют реакции и влево и вправо. Это не свойственно протолитическим ферментам.

6. Зависимость от времени. Ферменты необходимо исследовать сразу, потому что по истечении времени накапливаются продукты которые подавляют активность ферментов.

### 3.4. Определение активности фермента

Определить количественное содержание фермента в биологических объектах очень трудно, т.к. он присутствует в тканях в ничтожно малых концентрациях. Поэтому о количестве фермента судят по скорости катализируемой им реакции в стандартных условиях (t=25°C, pH оптимальная, при полном насыщении фермента субстратом), и выражают в условных единицах.

**За единицу активности фермента (E- рус./нем. или U- англ./исп.) принимают такое количество фермента, которое в стандартных условиях катализирует превращение 1 мкмоль субстрата в минуту (1 мкмоль/мин).** Это стандартная международная единица выражения количества фермента и его активности введена в 1962 г. Международным биохимическим союзом.

Для характеристики активности ферментов на практике часто используют следующие понятия:

**Удельная активность** – это число единиц ферментативной активности в 1 мг фермента, т.е. число мкмоль субстрата, превращаемое в 1 мин 1 мг фермента. Уд. активность выражается также числом каталов на 1 кг фермента (кат/кг);

**Молярная активность** – выражается в каталах на 1 моль фермента;

**Молекулярная активность** – это число молекул субстрата, превращенное в 1 мин 1 молекулой фермента. Например, молекулярная активность каталазы = 5 мин;

**Концентрация фермента** – выражается в единицах ферментативной активности Е на 1 мл раствора.

### 3.5. Регуляция действия ферментов

Ферменты подвержены многим регуляторным воздействиям.

1. Аллостерическая регуляция. При этом метаболит присоединяется не к активному, а к другому участку фермента. В результате изменяется конфигурация молекулы фермента, а значит и активного центра, который поэтому не может выполнять свои функции.

2. Регуляция белками ингибиторами.

3. Фосфолирование и дефосфолирование. Под влиянием киназ некоторые ферменты становятся фосфолированной формой, что повышает их активность, в тоже время активность других может снижаться.

4. Регуляция частичным протеолизом. В результате отщепления от неактивной формы фермента (профермента) остатков аминокислот появляется фермент в активной форме.

#### 3.5.1. Изоферменты

Если ферменты-мультимеры образованы из субъединиц различных типов, они могут существовать в виде нескольких изомеров. Множественные формы фермента называют изоферментами (изоэнзимами).

Например, фермент состоит из 4 субъединиц типов А и Б. Он может образовать 5 изомеров: АААА, АААБ, ААББ, АБББ, ББББ.

Особую группу ферментов составляют т.н. **мультимерные комплексы**. Это системы ферментов, катализирующих последовательные стадии превращения какого-либо субстрата. Такие системы характеризуются прочностью связи и строгой пространственной организацией ферментов, обеспечивающей минимальный путь прохождения субстрата и максимальную скорость его превращения.

#### Вопросы для самоконтроля

1. Общая характеристика и строение ферментов.
2. Активный и аллостерический центры ферментов.
3. Механизм действия ферментов. Энергия активации.
4. Общие свойства ферментов. Регуляция активности ферментов. Классификация и номенклатура ферментов.
5. Использование ферментов в технологии переработки сырья животного происхождения.



## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

### О с н о в н а я

1. *Березов, Т. Т.* Биологическая химия : учебник / Т. Т. Березов, Б. Ф. Коровкин. - 3-е изд., перераб. и доп. - М. : Медицина, 2012. - 704 с. ISBN 978-5-2251-0013-1.
2. *Горбатова, К.К.*, Биохимия молока и молочных продуктов [Текст]: учебник / К. К. Горбатова. - 4-е изд., перераб. и доп. - СПб. : ГИОРД, 2010. - 336 с. : ил. - ISBN 978-5-98879-112-6
3. *Григорьев, В. С.*, Лекции по биохимии с основами физической и коллоидной химии: Учеб. пособие [Текст] : учебное пособие / В.С. Григорьев. - Самара : СГСХА, 2003. - 437 с.
4. *Данилова, Н. С.*, Физико-химические и биохимические основы производства мяса и мясных продуктов : учебное пособие / Н. С. Данилова. - М. : Колос С, 2008. - 280 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-9532-0513-9
5. *Пустовалова, Л. М.*, Основы биохимии для медицинских колледжей [Текст] : учебное пособие / Л. М. Пустовалова. - Ростов н/Д. : Феникс, 2003. - 448 с. - (Серия "Медицина для вас"). - ISBN 5-222-03395-3

### Д о п о л н и т е л ь н а я

1. *Ленинджер, А.*, Основы биохимии. М.: Мир. – 1985.–В 3-х том.-1050 с.
2. *Тюкавкина, Н.А.*, Биоорганическая химия./ Бауков Ю.И. – М.: Медицина – 1991. 528 с. ISBN 5-7107-8994-1
3. *Блинов, В.А.*, Основы клинической биохимии человека и животных./ Калужный И.И. – Саратов: ПКИ. – 1996. – 246 с. ISBN 5-7633-0783-6
4. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. Методические указания. В 2-х частях. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
5. *Гидранович, В.И.* Биохимия. Минск: ТетраСистемс, – 2012. – 528 с. ISBN 978-985-536-244-0
6. *Блинов, В.А.*, Биологическая химия (курс лекций)/ В.А. Блинов, И.А. Сазонова; ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов: «Экспресс-тиражирование», 2007. – 398 с
7. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной. Методические указания. В 2-х частях./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
8. *Серянов Ю.В.* Краткий курс биохимии. Учебное пособие для студентов биомедицинских специальностей и аспирантов./ Фоменко Л.А., – Саратов: «СГТУ» - 2007. – 150 с.
9. базы данных, информационно-справочные и поисковые системы, Агропоиск, полнотекстовая база данных иностранных журналов Doal, поисковые системы Rambler, Yandex, Google.

## ФЕРМЕНТЫ КЛАССИФИКАЦИЯ НОМЕНКЛАТУРА

### 4.1. Классификация ферментов

В 1961 г. В Москве на международном конгрессе была предложена классификация ферментов основанная на типе реакций которые катализирует фермент. При этом каждый фермент обозначается кодом из 4 цифр: где 1 – класс фермента, указывает на тип химической реакции катализируемой ферментом, 2 – подкласс, 3 – подподкласс, 4 – местонахождение фермента в списке ферментов данного класса.

ЛДГ (1.1.1.27)

1 – оксидоредуктаза

1 – действует на СНОН группу доноров

1 – акцептором служит НАД

27 – номер фермента

В зависимости от типа химической реакции катализируемой ферментом ферменты разделили на 6 классов:

1. **Оксидоредуктазы.** Катализируют окислительно-восстановительные реакции. Делятся на 17 подклассов, насчитывают 480 ферментов. Условно разделены на группы:

а) аэробные дегидрогеназы (оксидазы). Они переносят протоны, электроны от окисляемого субстрата на  $O_2$  (альдегиδοоксидаза, пируватдегидрогеназа).

б) анаэробные дегидрогеназы (оксигеназы). Переносят протоны на другой субстрат, но не на  $O_2$  (ЛДГ, МДГ).

в) цитохромы. Окрашенные ферменты, переносят электроны.

г) Пероксидазы – переносят H субстрата на перекись водорода.

д) Каталаза – разложение перекиси водорода

2. **Трансферазы.** Разделяются на 8 подклассов. Эти ферменты осуществляют перенос атомов, атомных групп или радикалов (метильных групп, аминогрупп, остатков фосфорной кислоты) с одного соединения на другое. Наибольший интерес представляют аминотрансферазы.

3. **Гидролазы.** Разрывают внутримолекулярные связи, кроме С-С – связей, путем присоединения воды. Делятся на 11 подклассов. Различают: 1) эстеразы (гидролизуют сложноэфирные связи); 2) пептидазы (пептидные связи); 3) гликозидазы (гликозидные связи).

4. **Лиазы.** Отщепляют от субстрата ту или иную группу негидролитическим путем. Мощные ферменты, легко разрывающие ковалентные связи. К ним относятся альдолазы (из 6-ти углеродных соединений расщепляется на 2 3-х углеродные), декарбоксилазы.

5. **Изомеразы.** Превращают одно соединение в другое без изменения элементарного состава. Например глюкозу во фруктозу и т.д.

6. **Лигаза (синтетаза).** Осуществляют синтез сложных органических соединений с использованием энергии связей АТФ и других нуклеозидфосфатов. Различают: аспарагинсинтетазу, пируваткарбоксилазу, ацетил – КоА-синтетазу.

#### Механизм действия ферментов

В процессе ферментативной реакции различают 4 этапа:

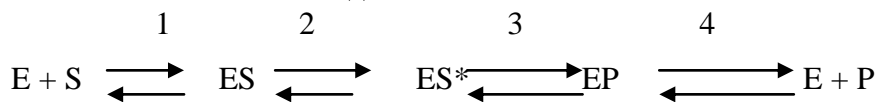
1 – присоединение молекулы субстрата к ферменту и образование фермент-субстратного комплекса;

2 – изменение субстрата под действием фермента, делающее его доступным для химической реакции, т.е. активизация субстрата;

3 – химическая реакция;

4 – отделение продуктов реакции от фермента.

Это можно записать в виде схемы:



где: E – фермент, S – субстрат, S\* - активизированный субстрат, P – продукт реакции.

#### 4.2. Активные центры ферментов

У простых ферментов каталитическую функцию осуществляют непосредственно белки. В реакции сближение и стабилизация при помощи дисульфидных и слабых связей. Это есть активный центр ферментов.

В состав активных центров сложных ферментов всегда входят простетические группы или коферменты.

Существует ряд ферментов, имеющих в своем составе кроме активного центра, аллостерический центр (*аллос* – другой, *стереос* – пространственный), присоединение к которому определенных химических веществ-эффекторов, приводит к изменению конформации белковой глобулы, и как следствие, модификации ферментативной активности.

#### 4.3. Применение ферментов

Можно выделить три области:

1. **Энзимодиагностика.** Ферментативные реакции наиболее чувствительные и ферменты применяются для определения глюкозы, мочевины и т.д.

2. **Энзимопатология.** При любых болезнях в крови и тканях изменяется набор ферментов. При заболеваниях печени повышается активность АЛТ и т.д.

3. **Энзимотерапия.** Нативные и иммобилизованные ферменты находят широкое применение в клинике. При заболеваниях желудочно-кишечного тракта вводят пепсин и его аналоги. При тромбозах конечностей или коронарных сосудов сердца вводят протеолитические ферменты (стрептокиназа, урокиназа).

4. **Иммобилизованные ферменты.** Иммобилизация – это взаимодействие ферментов с растворимыми или нерастворимыми носителями, в результате чего происходит ограничение движения ферментов в пространстве. В качестве носителей используют – полисахариды (агароза, целлюлозу, декстран, хитин), белки, липиды.

#### Вопросы для самоконтроля

1. Ранние и современные классификации ферментов
2. Этапы ферментативной реакции
3. Зависимость скорости ферментативных реакций
4. Активные центры ферментов
5. Области применения ферментов

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

### О с н о в н а я

1. *Березов, Т. Т.* Биологическая химия : учебник / Т. Т. Березов, Б. Ф. Коровкин. - 3-е изд., перераб. и доп. - М. : Медицина, 2012. - 704 с. ISBN 978-5-2251-0013-1.
2. *Горбатова, К.К.*, Биохимия молока и молочных продуктов [Текст]: учебник / К. К. Горбатова. - 4-е изд., перераб. и доп. - СПб. : ГИОРД, 2010. - 336 с. : ил. - ISBN 978-5-98879-112-6
3. *Григорьев, В. С.*, Лекции по биохимии с основами физической и коллоидной химии: Учеб. пособие [Текст] : учебное пособие / В.С. Григорьев. - Самара : СГСХА, 2003. - 437 с.
4. *Данилова, Н. С.*, Физико-химические и биохимические основы производства мяса и мясных продуктов : учебное пособие / Н. С. Данилова. - М. : Колос С, 2008. - 280 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-9532-0513-9
5. *Пустовалова, Л. М.*, Основы биохимии для медицинских колледжей [Текст] : учебное пособие / Л. М. Пустовалова. - Ростов н/Д. : Феникс, 2003. - 448 с. - (Серия "Медицина для вас"). - ISBN 5-222-03395-3

### Д о п о л н и т е л ь н а я

1. *Ленинджер, А.*, Основы биохимии. М.: Мир. – 1985.–В 3-х том.-1050 с.
2. *Тюкавкина, Н.А.*, Биоорганическая химия./ Бауков Ю.И. – М.: Медицина – 1991. 528 с. ISBN 5-7107-8994-1
3. *Блинов, В.А.*, Основы клинической биохимии человека и животных./ Калюжный И.И. – Саратов: ПКИ. – 1996. – 246 с. ISBN 5-7633-0783-6
4. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. Методические указания. В 2-х частях. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
5. *Гидранович, В.И.* Биохимия. Минск: ТетраСистемс, – 2012. – 528 с. ISBN 978-985-536-244-0
6. *Блинов, В.А.*, Биологическая химия (курс лекций)/ В.А. Блинов, И.А. Сазонова; ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов: «Экспресс-тиражирование», 2007. – 398 с
7. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной. Методические указания. В 2-х частях./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
8. *Серянов Ю.В.* Краткий курс биохимии. Учебное пособие для студентов биомедицинских специальностей и аспирантов./ Фоменко Л.А., – Саратов: «СГТУ» - 2007. – 150 с.
9. базы данных, информационно-справочные и поисковые системы, Агропоиск, полнотекстовая база данных иностранных журналов Doal, поисковые системы Rambler, Yandex, Google.

## НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ

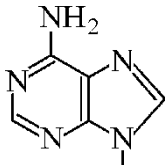

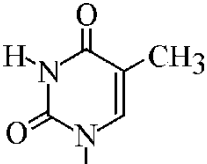
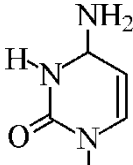
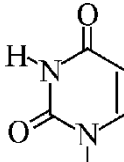
### 5.1. Общая характеристика нуклеиновых кислот

Ясно, что речь не может идти о синтезе белков по случайному закону столкновений канонических аминокислотных остатков. Очевидно, что существует более тонкий химический механизм, который позволяет реализовывать биосинтез строго определённой последовательности аминокислотных остатков в полипептидной цепи.

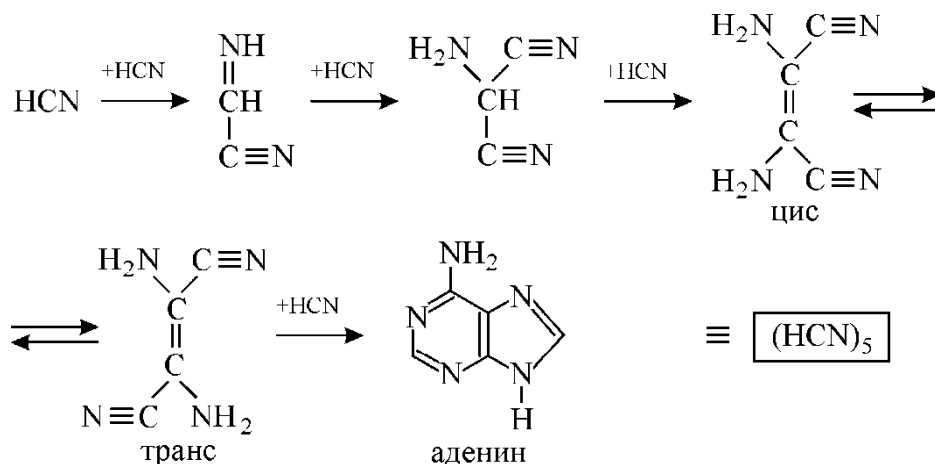
Решающую роль в этом механизме играют циклические азотистые основания – нуклеотиды (от греческого «нуклеос» – ядро). Различают 5 канонических нуклеотидов: аденин, гуанин, тимин, цитозин и урацил (табл. 3).

Таблица 3

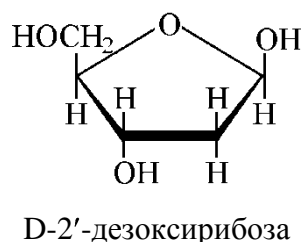
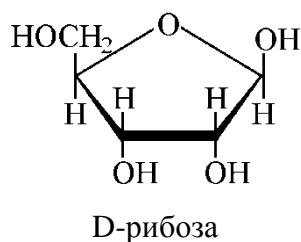
Канонические нуклеотиды

№	Название остатка и основания	Краткое обозначение	Химическая формула
1.	Аденил Аденин	А (A)	
2.	Гуанил Гуанин	Г (G)	
3.	Тимил Тимин	Т (T)	
4.	Цитозил Цитозин	Ц (C)	
5.	Урацил Урацил	У (U)	

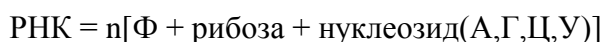
Азотистые основания – канонические нуклеотиды возникли в эпоху добиологической эволюции, причем исходным веществом для их природного синтеза могла служить синильная кислота (HCN).



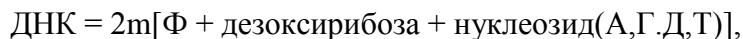
Остатки канонических нуклеотидов (нуклеозиды) входят в состав биополимеров – нуклеиновых кислот, в которых нуклеозиды соединены с остатками фосфорной кислоты и циклическими моносахаридами – рибозой и дезоксирибозой,



образуя рибонуклеиновые кислоты



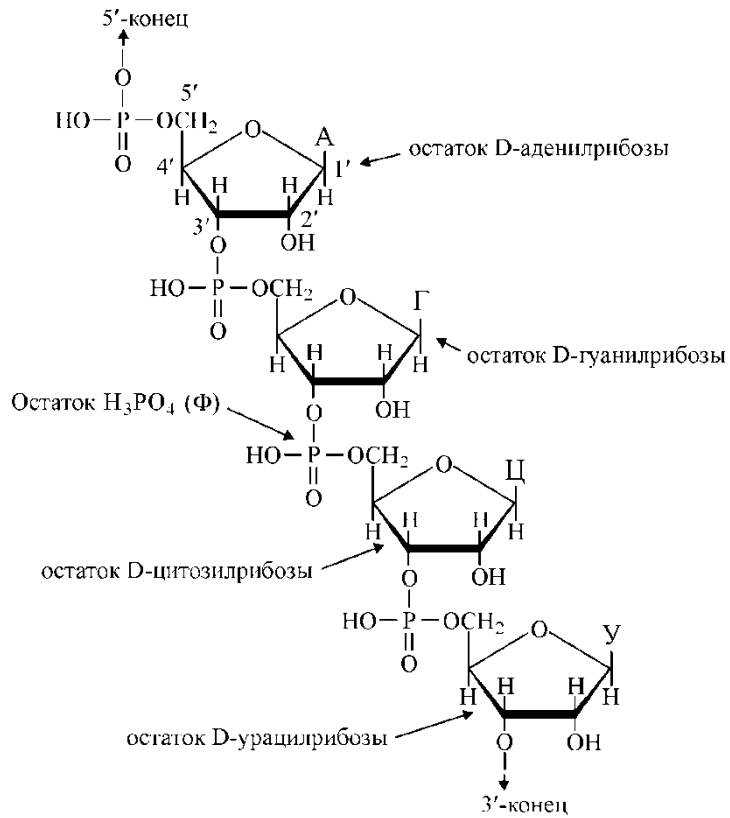
и дезоксирибонуклеиновые кислоты



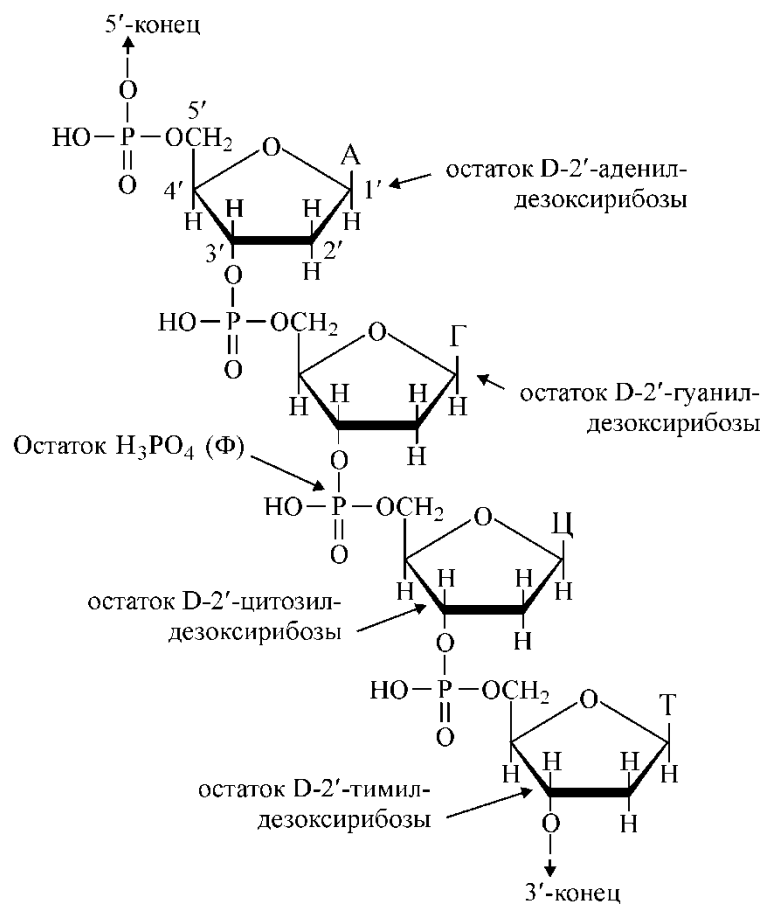
где  $\Phi$  – остаток фосфорной кислоты и  $m \gg n$ .

В формулах циклических моносахаридов опущены обозначения атомов Н и С; D – означает вращение плоскости поляризации плоско поляризованного света вправо.

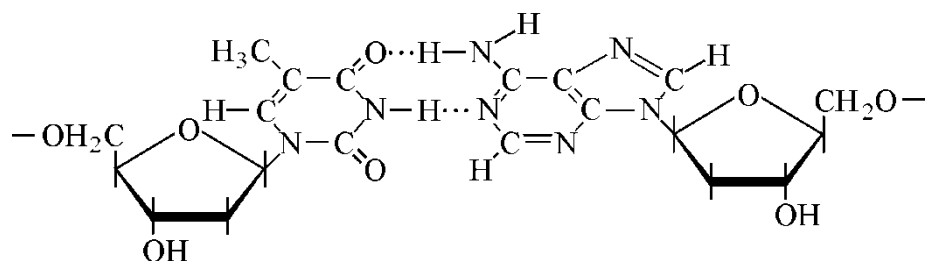
Фрагмент РНК:



Фрагмент ДНК:

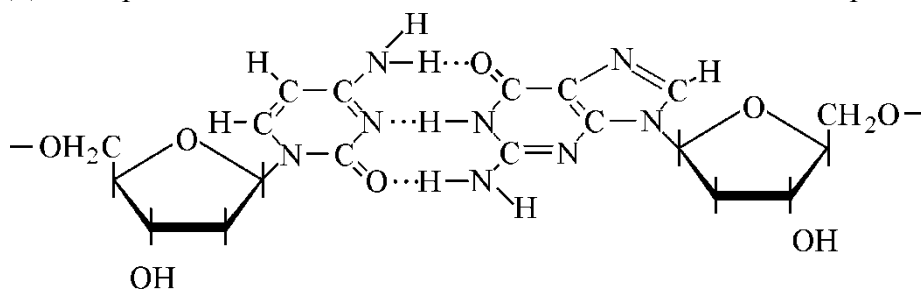


Если посмотреть на химическую формулу нуклеотидов (табл. 6), то выявляется, что А может образовывать водородную связь с Т, Ц, У. Г с Т, Ц, У и т.д. однако, из-за определенных конформационных соображений наиболее прочные водородные связи образуются между А и Т или между Г и Ц. Такие нуклеотиды называются комплементарными.



Дезоксирибоза–тимин

Аденин–дезоксирибоза



Дезоксирибоза–цитозин

Гуанин–дезоксирибоза

Как это видно из приведенной выше схемы, комплементарность А•Т и Г•Ц обеспечивается образованием сразу двух водородных связей, что дает энергию межмолекулярного притяжения, большую 30 кДж/моль, в то время, как тепловые флуктуации при  $T = 273 + 36,7 = 309,7$  К обладают энергией  $RT = 8,314 \cdot 309,7 = 2,57$  кДж/моль, на порядок меньшей, и неспособны разрушить соединение комплементарных нуклеозидов.

## 5.2. Правило Чаргаффа

Во всех природных ДНК соблюдается правило Чаргаффа

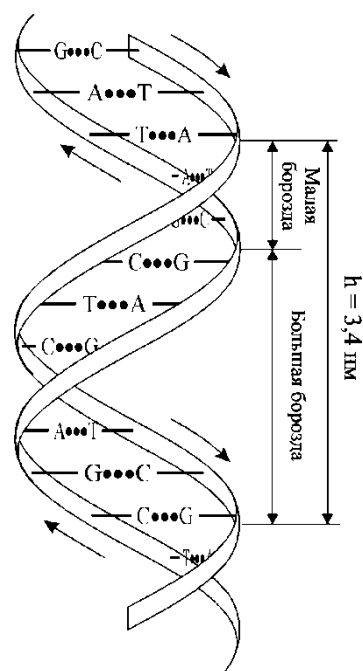
$$\frac{N_A + N_G}{N_T + N_C} = \frac{N_T + N_G}{N_A + N_C} \approx 1$$

т.е. другими словами содержание комплементарных нуклеозидов в клеточных ДНК примерно одинаково или  $N_A \approx N_T$  и  $N_G \approx N_C$ .

Впервые эту закономерность удалось объяснить ученым Уотсону и Крику с помощью рентгено-структурного анализа. Обработав примерно  $30 \cdot 10^3$  рентгенограмм одной из природных ДНК, они обнаружили, что она имеет пространственную структуру двойной спирали антипараллельных (ориентированных в противоположные стороны) цепей ДНК, внешняя часть которой образована фосфатносахаридными остатками, а – внутренняя комплементарными остатками нуклеозидов, плоскости циклов которых перпендикулярны оси спирали. «Скручивают» двойную спираль ДНК водородные связи между комплементарными нуклеозидами. Период спирали равен

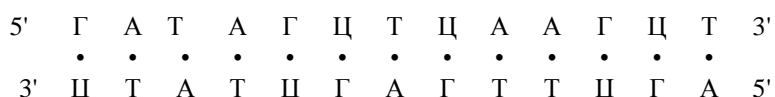


примерно 3,4 нм и расстояние между соседними нуклеотидами на одной и той же ветви составляет 3,4 Å, и поэтому в периоде спирали содержится примерно 10 пар комплементарных нуклеотидов (рис. 1).



**Рис. 1. Фрагмент двойной спирали ДНК**

Схематично двойную спираль ДНК можно представить в виде последовательности комплементарных нуклеотидов. Например, фрагмент ДНК изображенный на рис. 1, в условной форме записи выглядит следующим образом:



Типичная молекулярная масса одной ветви ДНК составляет  $M \cdot 10^9 \text{ г/моль}$ . Если предположить, что 1 ген соответствует 1 полипептиду, содержащему 100 аминокислотных остатков и каждый остаток кодируется 3-мя нуклеотидами со средней молекулярной массой  $\bar{M} = 108 \text{ г/моль}$  (табл. 6), то получается набор генов или генотип, состоящий из

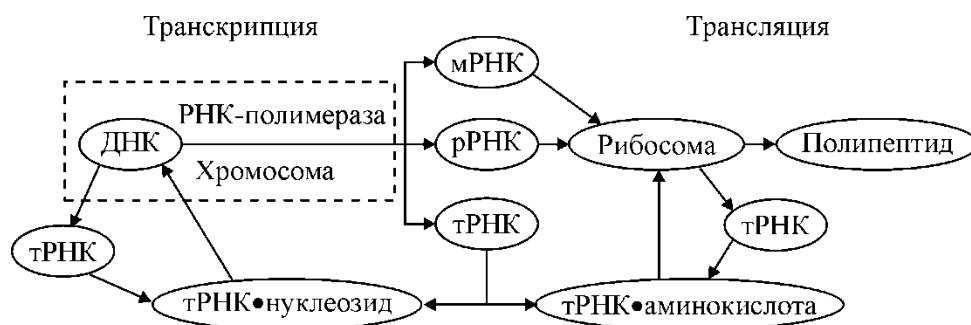
$$N = \frac{M_{\text{ДНК}}}{3 \cdot 100 \cdot M_{\text{H}}} = \frac{10^9}{300 \cdot 108} = 30864 \text{ элементов}$$

Такая оценка практически совпадает с полученной экспериментальным путем на быстродействующих суперсеквенторах в рамках международной программы мощностью генома человека, равной 31000 генов.

Итак, каждый канонический аминокислотный остаток кодируется в ДНК набором из 3 нуклеотидов или кодоном, причем между каноническими аминокислотами и каноническими кодонами имеет место соответствие, задаваемое таблицей

генетического кода, построенной с учетом замены тимина ДНК на урацил РНК, комплементарный к аденину. (Урацил отличается от тимина всего лишь отсутствием боковой  $\text{CH}_3$ -группы).

Для РНК правило Чаргаффа не соблюдается и они не образуют двойные спирали. РНК подразделяются на рибосомные – рРНК с  $\overline{M} \sim 10^6 \text{ г/моль}$ , матричные или информационные – мРНК или иРНК с  $\overline{M} \sim 30 \cdot 10^3 \text{ г/моль}$  и транспортные – тРНК с  $\overline{M} \sim 20 \cdot 10^3 \text{ г/моль}$ . Все нуклеиновые кислоты принимают участие в синтезе белков, сильно упрощенная схема которого выглядит следующим образом:



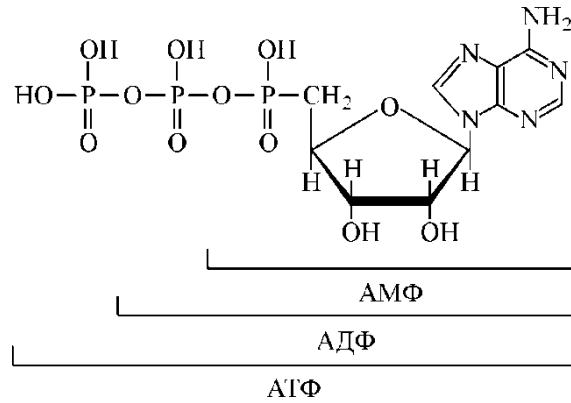
**Рис. 2. Схема биосинтеза полипептида**

тРНК образуют комплексы с нуклеозидами и аминокислотами. Первые поступают в хромосомы, где с помощью фермента РНК-полимеразы происходит транскрипция, представляющая собой считывание генной информации с образованием тРНК, мРНК (иРНК) и рРНК. Последние идут на формирование рибосом. мРНК прикрепляется к рибосоме и выполняет роль «программы», по которой транслируется полипептид из вышеупомянутых комплексов тРНК с аминокислотами. Освободившиеся после транскрипции и трансляции тРНК покидают хромосомы и рибосомы. Транскрипция и трансляция происходят по принципу комплементарности: кодоны мРНК комплементарны кодомам транскрибируемой ветви ДНК, а тРНК аминокислот в своей головке содержат кодон, комплементарный соответствующему кодону мРНК.

Вышеупомянутая РНК-полимераза «расплетает» ДНК в месте считывания информации, после чего ДНК вновь самопроизвольно «сплетается» в двойную спираль. Ее структура очень надежно хранит генную информацию, поскольку комплементарные нуклеотиды «спрятаны» внутри витков спирали и защищены дезоксирибозными и фосфорнокислыми остатками, расположенными снаружи. Во время деления клеток (митоза) ДНК самокопируется с помощью фермента – обратной транскриптызы .

Исходя из того, что клетка содержит примерно  $10^4$  рибосом и полипептид состоит, в среднем, из 100 аминокислотных остатков, производительность биосинтеза белка можно оценить величиной порядка  $5 \cdot 10^3$  полипептидов в секунду в расчете на одну клетку.

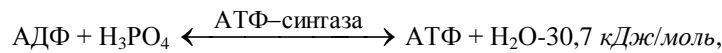
Мономеры фосфорилированные нуклеозиды играют огромную роль в энергетике живых организмов. Это АМФ, АДФ, АТФ; ГМФ, ГДФ, ГТФ; ТМФ, ТДФ, ТТФ; ЦМФ, ЦДФ, ЦТФ; УМФ, УДФ, УТФ. Наиболее важен АТФ:



При реакции:



выделяется достаточно большое количество свободной энергии, которая может быть потрачена на самые различные цели. Другие нуклеозиды значительно менее энергоемки и свободная энергия их гидролиза используется в организме в незначительной мере. Однако, нетрудно видеть, что движущей силой транскрипции ДНК под воздействием РНК-полимеразы является как раз гидролиз АТФ, ГТФ, ТТФ, ЦТФ, УТФ до соответствующих монофосфатов. Обратный процесс:



представляющий «зарядку аккумулятора» идет при дыхании, гликолизе (гидролизе полисахаридов) и фотосинтезе (в растениях). Суточный оборот АТФ в организме человека может достигать 50 кг – это примерно 100 моль АТФ или около 31 МДж = 7300 ккал! Эта цифра относится к людям, занятым очень тяжелым физическим трудом или спортсменам.

### 5.3. Кругооборот АТФ

Полная схема кругооборота АТФ в организме приведена на рис. 3. В качестве очень важного промежуточного продукту она содержит циклический аденозинмонофосфат (цАМФ):

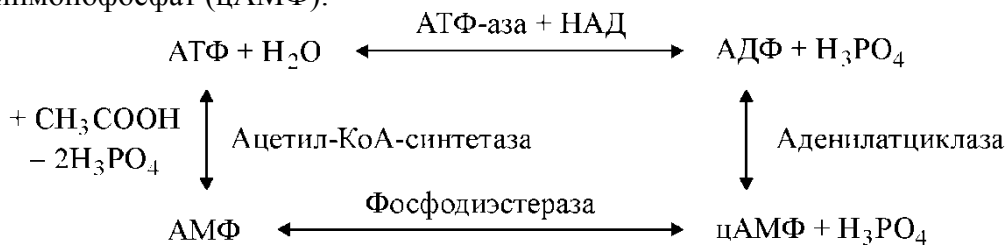
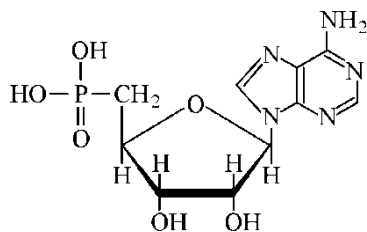
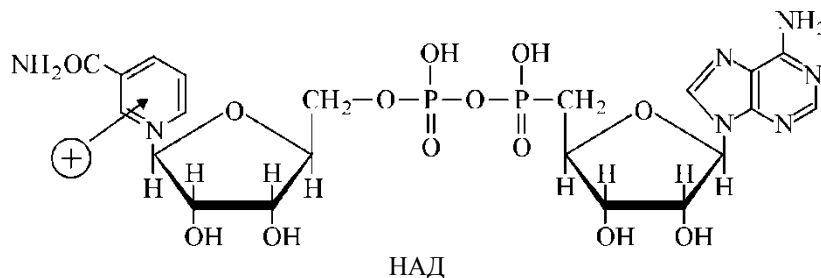


Рис. 3. Схема кругооборота АТФ

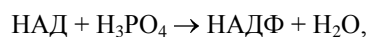


цАМФ – вторичный мессенджер, т.е. у посредник в действии первичных мессенджеров – гормонов и медиаторов, который обладает высокой активностью (напряженный цикл) и регулирует ферментативные реакции в клетках, запасующих сахара и жиры, регулирует транскрипцию генов с ДНК и является универсальным посредником при действии гормонов, усиливая это действие в сотни раз.

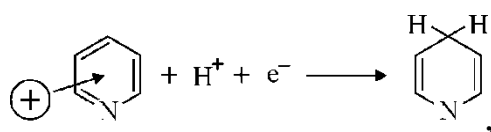
При действии АТФ-азы работает т.н. кофермент – никотинамид-аденин-нуклеотид (НАД), а при переходе АТФ ↔ АМФ –кофермент – ацетил-КоА в сочетании с АМФ-синтетазой.



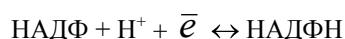
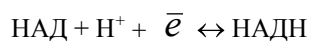
В позиции 3' аденилрибозы может происходить замещение (этерификация, фосфорилирование) ОН-группы на остаток фосфорной кислоты:



а остаток никотинамида может присоединять протон и электрон с перегруппировкой гетероцикла

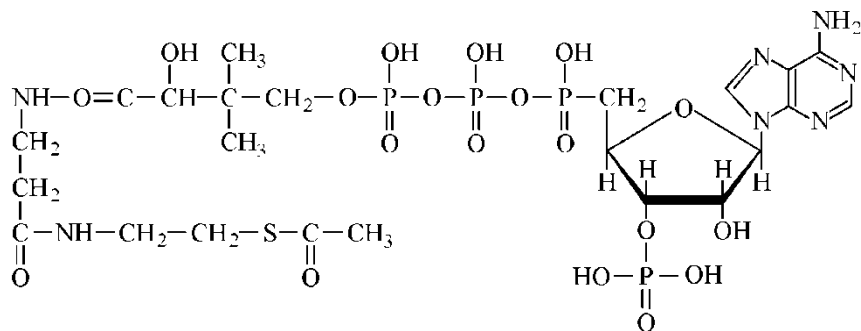


что соответствует реакциям:



Эти реакции играют важную роль в дыхательной цепи митохондрий и в обмене веществ.

Ацетил-КоА наиболее важен при переработке в организме липидов и у жирных кислот.



Ацетил- Ко А

Для него наиболее характерна реакция гидролиза:



дающая даже несколько больший энергетический эффект, чем реакция гидролиза АТФ.

### В о п р о с ы   д л я   с а м о к н т р о л я

1. Общая характеристика и функции нуклеиновых кислот.
2. Химический состав ДНК и РНК.
3. Первичная, вторичная и третичная структуры ДНК.
4. Первичная, вторичная и третичная структуры РНК.
5. Биологический код. Общая схема биосинтеза белка.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### О с н о в н а я

1. *Березов, Т. Т.* Биологическая химия : учебник / Т. Т. Березов, Б. Ф. Коровкин. - 3-е изд., перераб. и доп. - М. : Медицина, 2012. - 704 с. ISBN 978-5-2251-0013-1.
2. *Горбатова, К.К.*, Биохимия молока и молочных продуктов [Текст]: учебник / К. К. Горбатова. - 4-е изд., перераб. и доп. - СПб. : ГИОРД, 2010. - 336 с. : ил. - ISBN 978-5-98879-112-6
3. *Григорьев, В. С.* , Лекции по биохимии с основами физической и коллоидной химии: Учеб. пособие [Текст] : учебное пособие / В.С. Григорьев. - Самара : СГСХА, 2003. - 437 с.
4. *Данилова, Н. С.*, Физико-химические и биохимические основы производства мяса и мясных продуктов : учебное пособие / Н. С. Данилова. - М. : Колос С, 2008. - 280 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-9532-0513-9
5. *Пустовалова, Л. М.*, Основы биохимии для медицинских колледжей [Текст] : учебное пособие / Л. М. Пустовалова. - Ростов н/Д. : Феникс, 2003. - 448 с. - (Серия "Медицина для вас"). - ISBN 5-222-03395-3

#### Д о п о л н и т е л ь н а я

1. *Ленинджер, А.*, Основы биохимии. М.: Мир. – 1985.–В 3-х том.-1050 с.

2. *Тюкавкина, Н.А.*, Биоорганическая химия./ Бауков Ю.И. – М.: Медицина – 1991. 528 с. ISBN 5-7107-8994-1
3. *Блинов, В.А.*, Основы клинической биохимии человека и животных./ Калужный И.И. – Саратов: ПКИ. – 1996. – 246 с. ISBN 5-7633-0783-6
4. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. Методические указания. В 2-х частях. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
5. *Гидранович, В.И.* Биохимия. Минск: ТетраСистемс, – 2012. – 528 с. ISBN 978-985-536-244-0
6. *Блинов, В.А.*, Биологическая химия (курс лекций)/ В.А. Блинов, И.А. Сазонова; ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов: «Экспресс-тиражирование», 2007. – 398 с
7. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной. Методические указания. В 2-х частях./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
8. *Серянов Ю.В.* Краткий курс биохимии. Учебное пособие для студентов биомедицинских специальностей и аспирантов./ Фоменко Л.А., – Саратов: «СГТУ» - 2007. – 150 с.
9. базы данных, информационно-справочные и поисковые системы, Агропоиск, полнотекстовая база данных иностранных журналов Doal, поисковые системы Rambler, Yandex, Google.

## ГОРМОНЫ

### 6.1. Общая характеристика гормонов

Гормоны – это биологически активные вещества, которые вырабатываются в отдельных тканях или органах и оказывают своё регулирующее действие на обмен веществ и физиологические функции (от греч. *hormao* –привожу в движение, побуждаю).

### 6.2. Механизм действия гормонов

Различают два механизма действия гормонов. В первом из них, характерном для нестероидных гормонов, гормон G, вырабатываемый той или иной железой, переносится с потоком крови во внешнюю поверхность клеточной мембраны БМ, где он активирует интегральный белок-фермент аденилатциклазу, способствующую образованию цАМФ из АТФ. Далее цАМФ активирует протеинкиназу F, которая ускоряет синтез белка на рибосоме (рис. 4):

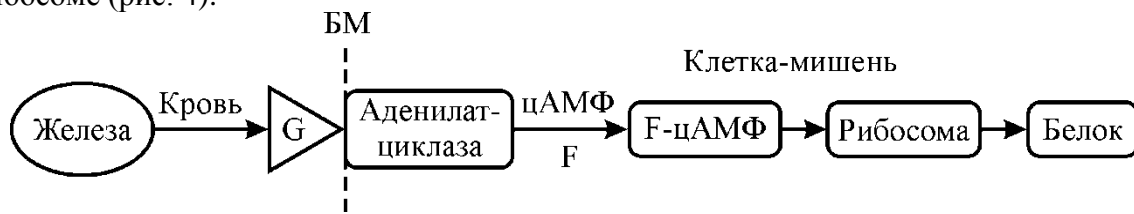


Рис. 4. Схема действия нестероидного гормона

Второй механизм характерен для стероидного гормона S, также попадающего с кровью на БМ клетки-мишени. Хорошая липорастворимость S способствует его проникновению в цитоплазму, где он связывается с белком-рецептором R и переносится в ядро клетки, где вызывает активирование транскрипции мРНК, которая идет на рибосому и ускоряет синтез белка (рис. 5).

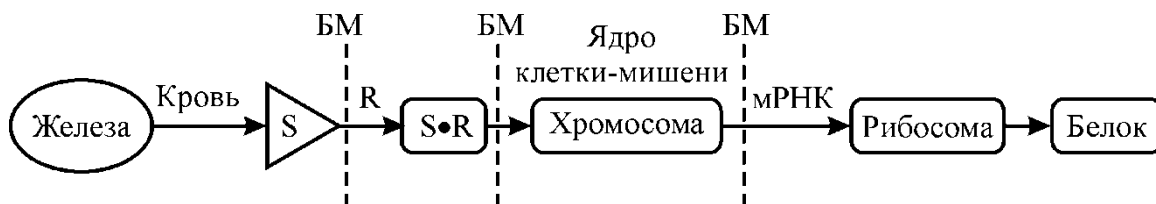


Рис. 5. Схема действия стероидного гормона

### 6.3. Иерархия регуляторных систем

Все обменные процессы в клетке строго регулируются, и уровень соединений в крови и тканях оказывается постоянным длительное время. Длительное поддержание

метаболизм в организме на постоянном уровне называется гомеостазом. Постоянство внутренней среды организма сохраняется благодаря трем уровням регуляции:

**1. Внутриклеточный.**

а) регуляция за счет увеличения активности ферментов и ускорения обмена веществ,

б) увеличение количества ферментов и ускорение межмембранного транспорта веществ.

Такая регуляция оказывается достаточной для одноклеточных организмов, но для многоклеточных должна осуществляться и межорганный взаимосвязь метаболитов. Это обеспечивается 2 и 3 уровнями.

**2. Гормональный** (греч. *hormao* – возбуждать, побуждать). Гормоны вырабатываются эндокринными железами и выделяются в кровь и лимфу. Термин «гормоны» впервые предложен в 1905 г. Бейлисом и Старлингом применительно к секретину, вырабатываемого клетками 12-перстной кишки и воздействующим на клетки поджелудочной железы.

Гормонам присущи следующие общие признаки:

- дистантность действия, т.е. они регулируют обмен и функции эффекторных клеток на расстоянии;

- строгая специфичность действия, т.е. один гормон нельзя заменить другим;

- высокая биологическая активность, т.е. для проявления действия необходим десяток микрограмма количества гормона;

**3. Нервный** - этот уровень включает нервную систему с рецепторами сигналов внешней и внутренней среды. Поступивший сигнал превращается в волну деполяризации нервного волокна, что способствует выделением нервным синапсом специального медиатора – химического сигнала, который через внутриклеточные механизмы регуляции вызывает изменение обмена веществ.

Все три уровня регуляции взаимосвязаны между собой и функционируют как единая система.

Кроме эндокринных желез известны клетки, выделяющие гормоноподобные вещества (гормоноиды, местные гормоны, паргормоны). Гормоноиды действуют вместе своего образования. Такие клетки находятся в ж.к.т., тучных клетках соединительной ткани, клетки почек, семенных пузырьков и т.д.

#### **6.4. Классификация гормонов**

Существует несколько классификаций гормонов.

**1. Анатомическая.**

Основана на месте синтеза гормонов: гипоталамус, поджелудочная, щитовидная и т.д.

**2. По химическому составу.**

а) пептидные или белковые гормоны (СТГ, глюкагон и др.)

б) гормоны аминокислотной природы (тироксин, адреналин).

в) гормоны стероидной природы (кортикостероиды, половые гормоны)

**3. По механизму передачи сигналов.**

- пептидные гормоны и адреналин – не проникают через мембрану, а связываются с рецепторами мембран.

- стероидные гормоны, являясь гидрофобными соединениями, проникают через мембраны и в клетке связываются со своим рецептором.



#### **4. По биологическим функциям.**

- гормоны, регулирующие обмен углеводов, жиров, аминокислот (инсулин, глюкогон, адреналин, глюкокортикоиды);
- гормоны, регулирующие водно-солевой обмен (минералокортикоиды, антидиуритический гормон);
- гормоны, регулирующие обмен кальция и фосфора (паратгормон, кальцитонин, кальцитриол);
- гормоны, регулирующие репродуктивную функцию (половые гормоны);
- гормоны, регулирующие функции периферических эндокринных желез (тропные гормоны гипофиза: кортикотропин, тиротропин, гонадотропин);

Не все ткани одинаково реагируют на действие гормона. Различают 3 варианта действия гормонов: мембранный, мембранно-внутриклеточный и цитозольный.

*Мембранный механизм.* Гормон в месте связывания с мембраной клеток изменяет проницаемость ее для глюкозы, аминокислот и некоторых ионов. Этот тип действия гормонов встречается редко и наиболее изучен для инсулина.

*Мембранно-внутриклеточный механизм.* Характерен для гормонов, которые не проникают в клетку (пептидные гормоны и адреналин) и поэтому влияют на обмен через посредников, находящихся в клетке. К таким мессенжерам относят цАМФ, цГМФ, ионы кальция, адениловый олигонуклеотид. Гормон, взаимодействуя с мембранными рецепторами, регулирует образование вторичных посредников, а они в свою очередь влияют на активность и количество ферментов, изменяя тем самым метаболизм.

*Цитозольный механизм.* Характерен для гормонов способных проникать через липидный слой мембраны (стероидные, йодтиронины). Они проникают внутрь клетки и образуют комплекс с цитозольными рецепторами. Комплекс влияет на активность генов, регулирует количество ферментов и обмен веществ и функции клетки.

### **6.5. Гормоны гипоталамуса, гипофиза: строение, значение в регуляции**

#### **Гормоны гипоталамуса.**

Гипоталамус – высший орган эндокринной системы, взаимодействующий с отделами ЦНС. В нервных клетках гипоталамуса вырабатываются 10 биологически-активных веществ. 7 – либеринов (соматолиберин, люлиберин, фоллиберин, тиролиберин, кортиколиберин, пролактолиберин, меланолиберин), которые по системе портальных капилляров достигают гипофиза и способствуют освобождению тропных гипофизарных гормонов. 3 – статина (соматостатин, пролактостатин, меланостатин), которые тормозят синтез и секрецию гипофизарных гормонов. Либерины и статины представляют собой низкомолекулярные пептиды, вырабатываемые в очень малых концентрациях. Например, для выделения 1 мг тиреолиберина потребовалось переработать 7т гипоталамусов, полученных от 5 млн. овец.

#### **Гормоны гипофиза.**

В гипофизе вырабатываются ряд пептидных и белковых гормонов.

**Передняя доля**

*Адренокортикотропный гормон (АКТГ)* – пептид, состоящий из 39 а.к. остатка. АКТГ воздействует на клетки надпочечников, вызывая стимуляцию секреции кортикостероидов. При гиперфункции наблюдают первичную недостаточность надпочечников – болезнь Аддисона, при гипофункции – синдром Кушинга, вторичную и третичную недостаточность надпочечников.

*Липотропин (ЛПГ)* - полипептид, состоит из 91 а.к. остатка, является предшественником  $\beta$ -эндорфина. Участвует в фосфорилировании и активации липазы, расщепляющей нейтральные жиры. При недостатке гормона возникают депрессии, ПМС.

*Меланоцит-стимулирующий гормон (МСГ)* – полипептид, состоит из 13 а.к. остатков. МСГ контролирует биосинтез пигмента кожи меланина, влияет на размер и число клеток-меланоцитов. При гиперфункции – гиперпигментация.

*Пролактин* – белок, 199 а.к. остатков. Стимулирует процессы лактации у млекопитающих, влияет на секреторную активность желтого тела, эритропоэз и материнский инстинкт.

*Гормон роста* (соматотропин, СТГ) – пептид, 191 а.к. остаток. Контролирует синтез белка, транспорт аминокислот из крови в мышечные ткани, образование РНК, стимуляцию липолиза, углеводный обмен, т.е. влияет на рост организма. Гипофункция – гипофизарный нанизм (низкорослость), гиперфункция – акромегалия, гигантизм.

*Тиреотропный гормон* – гликопротеин, состоит из 2-х цепей (96 т 112 а.к. остатка). Контролирует синтез и секрецию гормонов щитовидной железы тироксина и трийодтиронина.

*Гонадотропные гормоны* – к ним относят *фолликулостимулирующий* (фоллитропин, ФСГ) и *лютеинизирующий* (лютропин, ЛГ). Гликопротеины состоящие из 2-х субъединиц.  $\alpha$ - субъединица 89-95 а.к. остатка,  $\beta$ - субъединица 119 а.к. остатка. ФСГ у самок стимулирует созревание фолликулов и секрецию эстрогенов, а у самцов – сперматогенез. ЛГ у самок является индуктором синтеза прогестерона в клетках желтых тел, стимулирует овуляцию, а у самцов регулирует выработку тестостерона и интенсивность сперматогенеза.

#### Задняя доля

Вазопрессин и окситоцин синтезируются в гипоталамусе, и перемещаются в заднюю долю гипофиза. Нонапептиды (9 а.к. остатков). Окситоцин стимулирует гладкую мускулатуру матки, миоэпителий альвеол молочной железы. Вазопрессин (антидиуритический гормон) – контролирует реабсорбцию воды в почечных канальцах. Окситоцин применяется для стимуляции родовой деятельности, атонии матки и маточных кровотечений.

### **6.6. Гормоны надпочечников, щитовидной, поджелудочной и половых желез: строение, биологическое значение.**

Щитовидная железа – небольшой орган, у большинства млекопитающих непарный, расположен на шее возле щитовидного хряща.

*Влияние на обмен веществ.* Гормоны щитовидной железы влияют на обмен белков, углеводов и жиров, а также минеральных веществ, воды и витаминов, стимулируют тканевое дыхание и разобщают окислительное фосфорилирование. Поэтому при гипертиреозе превалирует свободное окисление.

Гормоны щитовидной железы оказывают прямое влияние на рост и развитие организма. У молодых животных, лишенных гормонов щитовидной железы, замедляется рост, снижается основной обмен на 20-40%, уменьшается содержание кальция в крови. У взрослых животных при этом замедляется обмен веществ, наблюдается ожирение, задержки натрия и воды в тканях, появляется отечность, волосы плохо растут. В зависимости от различной функции железы наблюдается различная патология.

*Гипотиреоз* (гипофункция железы) сопровождается карликовым ростом, уродливым развитием тела. При атрофии железы в зрелом возрасте развивается микседема (слизистый отек). Другим видом гипотиреодизма является эндемический зоб, при котором наблюдается увеличение щитовидной железы вследствие ее перерождения. Причина развития зобной болезни – недостаточность йода в почве, в растениях и воде. В результате молодняк животных отстает в росте, понижается продуктивность, а затем развивается зобная болезнь.

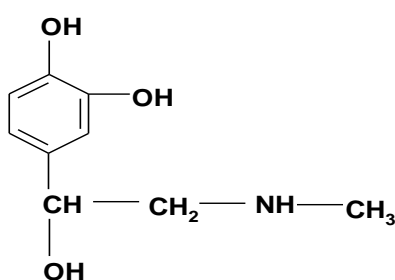
*Гипертиреозидизм* (гиперфункция железы) у людей называется базедовой болезнью (железа вырабатывает повышенное количество гормона). При этом обмен усилен, увеличивается поглощение кислорода, выделение углекислоты, у больных выделяется пучеглазие и общее исхудание.

### Гормоны надпочечников

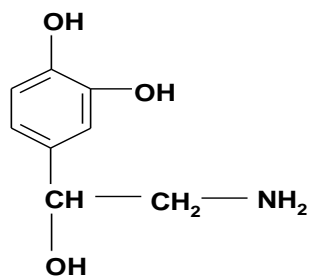
*Гормоны мозгового слоя надпочечников*

**Адреналин, норадреналин и дофамин** имеют общее название катехоламины и синтезируются из тирозина.

Адреналин вызывает гипергликемию и гликозурию вследствие усиленного распада гликогена, учащение и усиление сердцебиения, повышение кровяного давления, увеличение содержания сахара в крови. Норадреналин в отличие от адреналина обладает более мощным физиологическим действием на кровеносную систему.



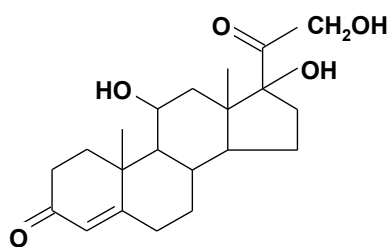
**адреналин**



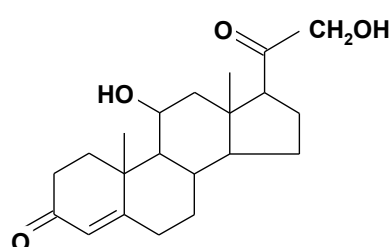
**норадреналин**

*Гормоны коркового слоя надпочечников*

В коре надпочечников синтезируются стероидные гормоны. Кортикостероиды коры надпочечников разделяют на две группы: глюкокортикоиды и минералокортикоиды. К *глюкокортикоидам* относят **кортизол** и **кортикостерон**.



**кортизол**

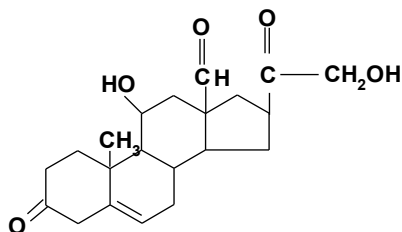


**кортикостерон**

Глюкокортикоиды стимулируют катаболические процессы в организме. Они усиливают распад белков, повышая содержание аминокислот в крови и аминного азота в моче. Ингибируют синтез нуклеиновых кислот во всех тканях кроме печени. Активируют

глюконеогенез в печени и увеличивают глюкозу в крови. Стимулируют липолиз, ингибируют синтез высших жирных кислот в печени.

К *минералокортикоидам* относят альдостерон, который оказывает влияние на водно-солевой обмен. Воздействуя на почки регулируют водно-солевой обмен в организме. Альдостерон обеспечивает транспорт  $\text{Na}^+$  в почечных канальцах и стимулирует выделение с мочой  $\text{K}^+$  и иона аммония.



альдостерон

### Гормоны поджелудочной железы

Из ацинарной части поджелудочной железы в просвет двенадцатиперстной кишки секретируются пищеварительные ферменты, в то время как островковая (эндокринная) часть секретирует в панкреатическую вену следующие гормоны: инсулин, глюкагон, соматостатин.

*Инсулин* –вырабатывается в  $\beta$ -клетками островков Лангерганса. Полипептид состоит из 2-х полипептидных цепей (21 и 30 а.к. остатков).

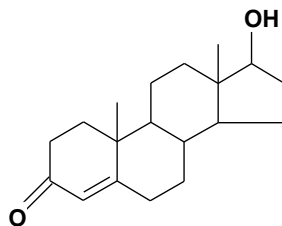
Биологическая роль инсулина заключается в том, что он создает условия для биосинтеза гликогена. Под влиянием инсулина усиливается обмен углеводов в двух направлениях: активизируется биосинтез гликогена из молекул глюкозы и стимулируется ее распад до конечных продуктов. В результате действия инсулина усиливается биосинтез жира из моносахаридов. Недостаток инсулина в организме сопровождается изменением углеводного обмена: увеличивается содержание сахара в крови (гипергликемия) и повышается его выделение из организма с мочой (глюкозурия), т. е. развивается сахарный диабет.

*Глюкагон*. Это гормон антогонист инсулина. Синтезируется в  $\alpha$ -клетках островков поджелудочной железы, пептид 29 а.к. остатка. Стимулирует гликогенолиз и липолиз, глюконеогенез. Глюкагон вызывает повышение уровня сахара в крови за счет усиленного распада гликогена в печени с образованием глюкозо-1-фосфата.

*Соматостатин*. Синтезируется  $\delta$ -клетками островков Лангерганса, 116 а.к. остатков. Регулирует освобождение инсулина и глюкагона.

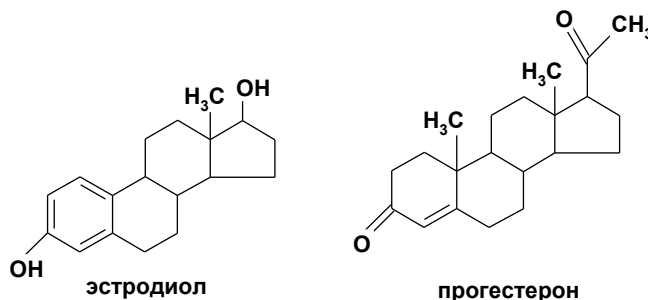
### Половые гормоны.

Являются стероидами. В мужских половых железах – семенниках, в клетках Лейдинга, образуются мужские половые гормоны, или андрогены. Основной представитель – тестостерон. Отвечает за дифференцировку (хромосомы-гонады-фенотип) и функционирование репродуктивных тканей. Стимулируют сперматогенез, половое созревание, по принципу обратной связи контролируют секрецию гонадотропинов. Участвуют в контроле клеточного метаболизма. Стимулируют синтез белка в мышечной ткани, сердечной мышце, почках, костях. Андрогены образуются не только в семенниках, но и яичниках. В организме самок они формируют поведенческие реакции и контролируют синтез белка в репродуктивных органах.



**тестостерон**

Женские половые гормоны синтезируются в яичниках и разделяются на две группы: эстрогены, наиболее активным является  $17\beta$ -эстрадиол, а также прогестины – основной представитель – прогестерон. Эти гормоны синтезируются в незначительных количествах в надпочечниках из холестерина.



**эстрадиол**

**прогестерон**

Эстрогены контролируют процессы овуляции за счет индукции секреции лютеинизирующего гормона по принципу обратной связи. Прогестерон обеспечивает эффективность имплантации оплодотворенной яйцеклетки в матке, способствуя сохранению беременности.

### **Вопросы для самоконтроля**

1. Общая характеристика, классификация и механизм действия гормонов.
2. Белковые и пептидные гормоны.
3. Гормоны – производные аминокислот.
4. Стероидные гормоны.
5. Гормоны надпочечников, щитовидной, поджелудочной и половых желез: строение, биологическое значение.
6. Гормоны гипоталамуса, гипофиза: строение, значение в регуляции.
7. Иерархия регуляторных систем.

### *СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ*

#### *Основная*

1. **Березов Т.Т., Коровкин Б.Ф.** Биологическая химия. – М: Медицина. – 2002. – 704 с.
2. **Кононский А.И.** Биохимия животных. М: Колос. – 2002.
3. **Комов В.П., Шведов В.Н.** Биохимия. – М.: Дрофа. – 2004. – 640 с.

4. Антипова Л.В., Глотова И.А., Рогов И.А. Методы исследования мяса и мясных продуктов. – Москва, Колос. – 2005. -572 с.

*Дополнительная*

1. Ленинджер А. Основы биохимии. М.: Мир. – 1985. –В 3-х том. -1050 с.
2. Тюкавкина Н.А., Бауков Ю.И. Биоорганическая химия. – М.: Медицина – 1991. 528 с.
3. Блинов, В.А., Сазонова И.А. Биологическая химия (курс лекций)/ В.А. Блинов, И.А. Сазонова; ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов: «Экспресс-тиражирование», 2007. – 398 с
4. Буршина С.Н., Зеленцова Е.Н., Шапулина А., Пилипченко О.В. Биологическая химия с основами физической и коллоидной. Методические указания. В 2-х частях. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
5. Серянов Ю.В., Фоменко Л.А., Краткий курс биохимии. Учебное пособие для студентов биомедицинских специальностей и аспирантов. – Саратов: «СГТУ» - 2007. – 150 с.
6. <http://www.xumuk.ru/encyclopedia/2/2994.html>
7. Самая большая электронная библиотека рунета. Поиск книг и журналов. Поиск книг ... Категория: **Биохимия**. [bookfi.org/.../биология/биохимия/химия/учебник](http://bookfi.org/.../биология/биохимия/химия/учебник)

## ВИТАМИНЫ. КЛАССИФИКАЦИЯ. СТРОЕНИЕ

### 7.1. Общая характеристика витаминов

**Витамины** — низкомолекулярные, разнообразные по химическому строению органические вещества, принимающие участие во многих реакциях клеточного метаболизма.

В отличие от белков, жиров и углеводов витамины 1- не являются структурными компонентами клетки; 2 - не используются в качестве источника энергии.

Большинство витаминов не синтезируются в организме человека и животных, но некоторые синтезируются микрофлорой кишечника и тканями в минимальных количествах, поэтому основным источником витаминов является пища.

Витамины — вещества нестойкие, они легко разрушаются высокой температурой, действием сильных гидроксидов, кислородом воздуха, ионизирующими излучениями и другими факторами.

Витамины были открыты в конце XIX столетия благодаря работам русских ученых Н.И. Лунина и В.В. Пашутина, впервые показавших необходимость для полноценного питания кроме белков, жиров и углеводов еще каких то неизвестных веществ. Н.И. Лунин провел эксперимент на 2 группах мышей, одну из которых он кормил цельным молоком, а другую — смесью из белков, жиров и углеводов молока. Вторая группа мышей стала болеть, отставать в росте и развитии. В 1912 году польский ученый Коземир Функ, изучая компоненты, входящие в состав шелухи риса и предохраняющие от болезни бери-бери, и полагая, что в их состав должны входить аминные группировки, предложил назвать эти неизвестные вещества *витаминами*, т.е. аминами жизни.

Известно 3 состояния связанные с витаминами:

1 – *авитаминоз* - полное отсутствие витаминов в кормах.

2 - *гиповитаминоз* - недостаток витаминов в кормах.

3 – *гипервитаминоз* – избыточное поступление витаминов с кормом.

В настоящее время авитаминозы практически отсутствуют, но часто встречаются гиповитаминозы. Причины их вызывающие делятся на 2 группы: 1- экзогенные - отсутствие или недостаток витаминов в рационе; 2 – эндогенные – а) нарушение процессов всасывания витаминов в желудочно-кишечном тракте при его заболевании, при заболевании печени и желчного пузыря; 2)наличие в кормах антибиотиков и сульфаниламидных препаратов, которые подавляют кишечную микрофлору, вырабатывающую витамины; 3) некоторые физиологические состояния организма (беременность, острые и хронические заболевания, тяжелая работа, рост и развитие молодняка, высокая продуктивность), при котором необходимо повышенное потребление витаминов.

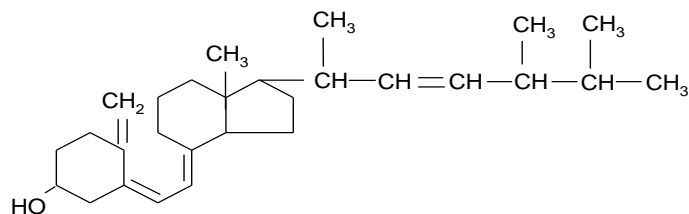
Определенное значение в развитии авитаминозов и гиповитаминозов имеют антагонисты витаминов (*антивитамины*), близкие по структуре к соответствующим витаминам. Антивитамины являются их «ложными заменителями» и включаясь в естественную цепь реакций обмена, нарушают его нормальное течение. Очевидно, в основе действия антивитаминов лежит «конкурентное» вытеснение антивитамином соответствующего витамина из ферментного комплекса. В результате образуется недействительный фермент, метаболизм нарушается и возникает тяжелое заболевание.



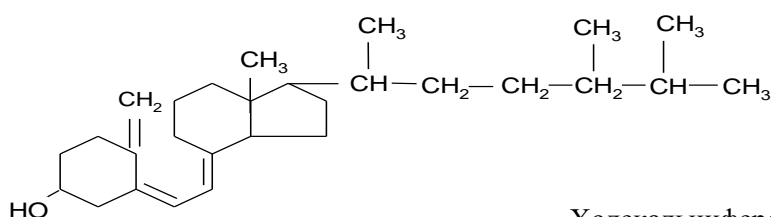


Витамин D влияет на всасывание кальция из кишечника в кровь. Витамин D индуцирует синтез в стенке кишечника белка-переносчика, транспортирующего кальций через мембраны ворсинок кишечника в кровь.

Витамины группы D являются производными стероидов. Известно более 10 производных стероидов, обладающих активностью витамина D. Физиологическое значение для питания животных имеют только витамины D<sub>2</sub> и D<sub>3</sub>.



Эргокальциферол (витамин D<sub>2</sub>)



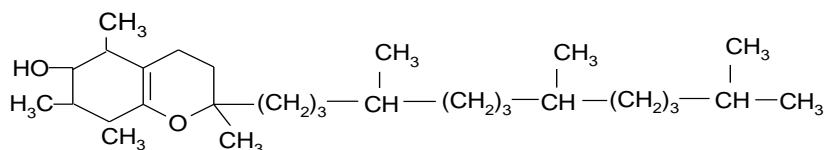
Холекальциферол (Витамин D<sub>3</sub>)

Недостаток витаминов группы D приводит к возникновению рахита у молодых животных и остеомаляции (ломкость костей) у взрослых, у старых - остеопороз.

**Распространение в природе.** Витамины группы D много в печени и печеночном жире, рыбьем жире, рыбной муке, яичном желтке, молоке и других кормах животного происхождения. Растения содержат мало витамина D, за исключением кукурузы в фазе восковой спелости.

#### ***Витамин E, антистерильный, токоферол***

Витамин E представляет собой группу веществ, которые являются производными хромана и называются токоферолами. В настоящее время известно 7 токоферолов, но в природе широко распространены лишь α-, β- и γ-токоферолы. Наивысшей биологической активностью обладает α – токоферол:



**Биологическая роль.** Витамины группы E действуют в организме как биокатализаторы играют роль антиокислителей по отношению к определенным жирным кислотам, витамину A и каротинам. α - токоферол влияет на процесс клеточного дыхания, тесно связан с активностью ферментов, содержащих S. Защищает клеточные мембраны, мембраны митохондрий, рибосом и ядра.

**Недостаток витамина** вызывает у самцов дегенеративные изменения в семенниках, приводящие к бесплодию вследствие нарушения или прекращения сперматогенеза.

#### **Распространение в природе:**

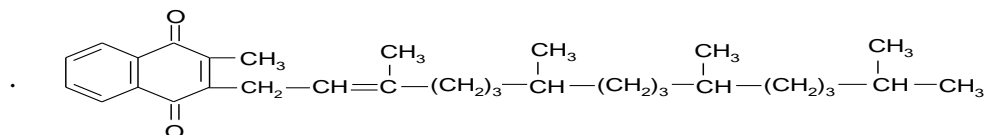
Витамины группы E относят к числу устойчивых и широко распространенных в природе соединений. Наиболее богаты витамином E семена злаков и отжатые из них

масла (масло хлопковое – 350 мг на 100 гр продукта), а также ягоды шиповника и семена яблок. Много витамина Е находится в мышцах свиней, крупного рогатого скота и овец, сливочном масле и яичном желтке.

**Витамин К, антигеморрагический, филлохинон**

**Биологическая роль.** Витамин К существует в нескольких формах – витаминах: К<sub>1</sub> – филлохинон, К<sub>2</sub> – мезохинон.

Витамин К необходим для синтеза в печени некоторых белков и ферментных систем необходимых для свертывания крови. Витамин К<sub>1</sub> принимает участие в переносе электронов в дыхательной цепи и окислительном фосфорилировании



Витамин К<sub>1</sub> ( 2-метил-3-фетил-1,4-нафтохинон), Филохинон

**При гиповитаминозе К** у животных появляются подкожные и внутримышечные кровоизлияния (гемморагии) и снижается скорость свертывания крови, возникают анемии. Ухудшается общее состояние, выпадает шерсть. К недостатку особенно чувствительны птицы. Антивитамины – дикумарол, салициловая кислота и кокцидиостатики.

**Распространение в природе:** Витамином К богаты зеленые корма и все виды травяной муки. Значительное количество витамина К содержится в листьях каштана и ягодах рябины. Кроме того, высокое содержание этого витамина отмечается в рыбной и мясокостной муке, печени свиней и других тканях. Витамин К<sub>2</sub> синтезируется микроорганизмами в том числе микрофлорой толстого отдела кишечника и преджелудков жвачных.

**Витамин F, полиненасыщенные жирные кислоты, антисклеротический**

Витамин F (англ. *fat* – жир) представляет собой набор полиненасыщенных жирных кислот. Наиболее распространены из этих кислот: линолевая, линоленовая и арахидоновая. Они широко представлены в растительных маслах (кукурузное, льняное, подсолнечное и др.) и не синтезируются в организме животных и человека.

Линолевая C<sub>17</sub>H<sub>31</sub>COOH 18:2 (9;12)

Линоленовая C<sub>17</sub>H<sub>29</sub>COOH 18:3 (9;12;15)

Арахидоновая C<sub>19</sub>H<sub>31</sub>COOH 20:4 (5;8;11;14)

Одним из характерных признаков недостатка линолевой, линоленовой и арахидоновой кислот является нарушение обмена холина, холестерина и фосфора.

**Вопросы для самоконтроля**

1. Общая характеристика и классификация витаминов.
2. Понятие а-, гипо-, гипervитаминозов.
3. Жирорастворимые витамин А. Строение. Биологическое значение.
4. Жирорастворимый витамин Д. Строение. Биологическое значение.
5. Жирорастворимый витамин Е. Строение. Биологическое значение.
6. Жирорастворимый витамин К. Строение. Биологическое значение.
7. Жирорастворимый витамин F. Строение. Биологическое значение.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

### Основная

1. *Березов, Т. Т.* Биологическая химия : учебник / Т. Т. Березов, Б. Ф. Коровкин. - 3-е изд., перераб. и доп. - М. : Медицина, 2012. - 704 с. ISBN 978-5-2251-0013-1.
2. *Горбатова, К.К.*, Биохимия молока и молочных продуктов [Текст]: учебник / К. К. Горбатова. - 4-е изд., перераб. и доп. - СПб. : ГИОРД, 2010. - 336 с. : ил. - ISBN 978-5-98879-112-6
3. *Григорьев, В. С.*, Лекции по биохимии с основами физической и коллоидной химии: Учеб. пособие [Текст] : учебное пособие / В.С. Григорьев. - Самара : СГСХА, 2003. - 437 с.
4. *Данилова, Н. С.*, Физико-химические и биохимические основы производства мяса и мясных продуктов : учебное пособие / Н. С. Данилова. - М. : Колос С, 2008. - 280 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-9532-0513-9
5. *Пустовалова, Л. М.*, Основы биохимии для медицинских колледжей [Текст] : учебное пособие / Л. М. Пустовалова. - Ростов н/Д. : Феникс, 2003. - 448 с. - (Серия "Медицина для вас"). - ISBN 5-222-03395-3

### Дополнительная

1. *Ленинджер, А.*, Основы биохимии. М.: Мир. – 1985.–В 3-х том.-1050 с.
2. *Тюкавкина, Н.А.*, Биоорганическая химия./ Бауков Ю.И. – М.: Медицина – 1991. 528 с. ISBN 5-7107-8994-1
3. *Блинов, В.А.*, Основы клинической биохимии человека и животных./ Калюжный И.И. – Саратов: ПКИ. – 1996. – 246 с. ISBN 5-7633-0783-6
4. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. Методические указания. В 2-х частях. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
5. *Гидранович, В.И.* Биохимия. Минск: ТетраСистемс, – 2012. – 528 с. ISBN 978-985-536-244-0
6. *Блинов, В.А.*, Биологическая химия (курс лекций)/ В.А. Блинов, И.А. Сазонова; ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов: «Экспресс-тиражирование», 2007. – 398 с
7. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной. Методические указания. В 2-х частях./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
8. *Серянов Ю.В.* Краткий курс биохимии. Учебное пособие для студентов биомедицинских специальностей и аспирантов./ Фоменко Л.А., – Саратов: «СГТУ» - 2007. – 150 с.
9. базы данных, информационно-справочные и поисковые системы, Агропоиск, полнотекстовая база данных иностранных журналов Doal, поисковые системы Rambler, Yandex, Google.

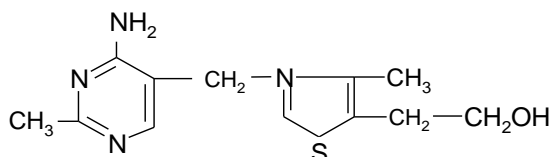
## ВИТАМИНЫ. ВОДОРАСТВОРИМЫЕ ВИТАМИНЫ

### 8.1. Витамин В<sub>1</sub>, антиневритный, тиамин

**Биологическая роль:** В организме тиамин присоединяет 1-3 молекулы фосфорной кислоты, образуется ТПФ - метаболически активная форма витамина В<sub>1</sub>, который осуществляет декарбоксилирование кетокилот. При недостатке витамина В<sub>1</sub> тормозятся как процессы превращения пировиноградной кислоты в активированную уксусную кислоту, так и реакции цикла лимонной кислоты в целом. В крови и тканях при этом накапливаются кетокилоты (пировиноградная, α-кетоглутаровая), что вызывает тяжелое нарушение, особенно в тканях с высокой интенсивностью обмена веществ (мозг, сердце).

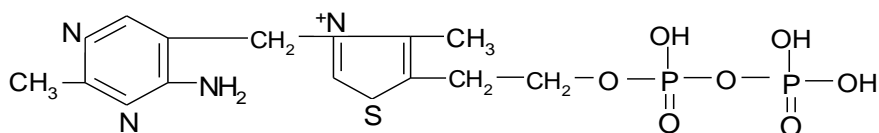
#### Химическое строение и свойства.

Молекула витамина В<sub>1</sub> состоит из пиримидинового и тиазолового гетероциклов, соединенных метиленовым мостиком:



Витамин В<sub>1</sub>

В животных тканях и дрожжах витамин В<sub>1</sub> находится не в свободном состоянии, а в виде тиаминпирофосфата:



Тиаминпирофосфат (ТПФ)

**Распространение в природе:** Витамин В<sub>1</sub> содержится в зернах злаков, мука грубого помола и дерть, отруби, горох, рыбная мука, сухой обрат, молоко и молочная сыворотка. Очень высоким содержанием витамина В<sub>1</sub> отличаются дрожжи, в печени, почках, сердечной мышце и в мозгу.

### 8.2. Витамин В<sub>2</sub>, рибофлавин, витамин роста

**Роль в обмене веществ.** Биологическое действие рибофлавина обусловлено его ролью как составляющей части двух коферментов аэробных дегидрогеназ — флавиномононуклеотид (ФМН, рибофлавин-5-фосфат) и флавинадениндинуклеотид (ФАД).

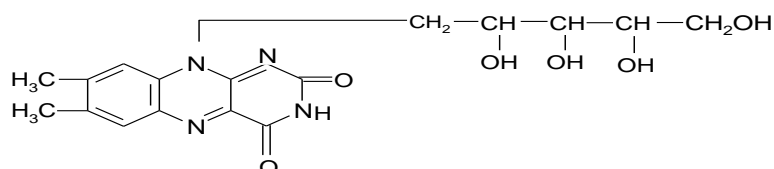
ФМН служит коферментом дегидрогеназ, которые катализируют окислительное дезаминирование некоторых аминокислот и других веществ. ФАД является коферментом дегидрогеназ β-окисления жирных кислот, сукцинатдегидрогеназы,

ксантиноксидазы и многих других ферментов (более 60), которые катализируют аэробные окислительно-восстановительные реакции.

Следовательно, флавиновые ферменты участвуют в энергетическом обмене и тканевом дыхании.

**Недостаток витамина В<sub>2</sub>** нарушает активность многих ферментных систем организма, что приводит к резкому снижению продуктивности, замедлению роста и развития, возрастает смертность молодняка.

**Структура и свойства.** Витамин В<sub>2</sub> является производным изоаллоксазина, в котором к среднему кольцу присоединен пятиатомный спирт рибитол:



Витамин В<sub>2</sub>,

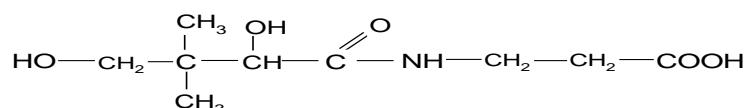
**Распространение в природе:** Витамин В<sub>2</sub> много содержится в люцерновой травяной муке и кормовых дрожжах, в достаточном количестве имеется в различных шротах, а зернах и отходах мукомольного производства. Богаты рибофлавином сухое обезжиренное молоко и молочная сыворотка, рыбная и мясокостная мука.

### 8.3. Витамин В<sub>3</sub>, пантотеновая кислота, антидерматитный

Название этого витамина (греч. *Pantothea* – всюду присутствует) свидетельствует о его широком распространении в природе. Пантотеновая кислота является необходимым веществом для жизнедеятельности микробов, насекомых и всех позвоночных.

**Биологическая роль.** Пантотеновая кислота входит в состав кофермента активирования кислот — HSKoA, который принимает участие в активировании жирных кислот и аминокислот.

**Структура и свойства.** Пантотеновая кислота ( $\alpha$ -, $\gamma$ -диокси- $\beta$ , $\beta'$ -диметилбутирил- $\beta$ -аланин).



Пантотеновая кислота

**Недостаток витамина В<sub>3</sub>** вызывает потерю аппетита, поносы, кожные заболевания (дерматиты в области глаз с истечением коричневого экссудата), огрубение волосяного покрова, выпадение шерсти и щетины, образование опухолей в стенке желудка и кишечника.

**Распространение в природе.** дрожжи, печень и яичный желток. Много пантотеновой кислоты содержат растительные белковые корма (шроты и жмыхи), в умеренном количестве – зерновые корма и много — корнеклубнеплоды и кормовые продукты их переработки.

### 8.4. Витамин РР, В<sub>5</sub>, антипеллагрический, никотинамид, ниацин

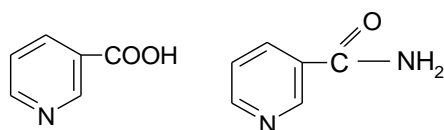
Пеллагра (от итал. — *pell agre* – шершавая кожа) распространена в странах, где одним из основных продуктов питания является кукуруза. Причина пеллагры слабая

усвояемость организмом никотиновой кислоты, содержащейся в кукурузе, и низкий процент в ней триптофана. Никотиновая кислота участвует в обмене в форме амида.

**Биологическая роль.** Механизм действия витамина РР связан с его ролью как составной части коферментов большого числа ферментов, катализирующих процессы тканевого дыхания путем переноса водорода от субстрата к восстанавливаемому веществу.

Амид никотиновой кислоты является составной частью таких коферментов, как никотинамиддинуклеотид (НАД) и никотинамиддинуклеотидфосфат (НАДФ), которые катализируют процессы окисления и восстановления путем присоединения или отдачи водорода. Установлено, что витамин РР служит составной частью около 100 анаэробных дегидрогеназ.

**Структура и свойства.** Никотиновая кислота и ее амид — производные пиридина со следующее структурой:



никотиновая кислота      никатинамид

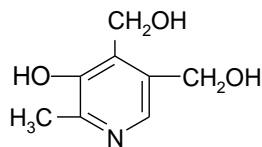
**При недостатке витамина В<sub>5</sub>** возникают потемнения окраски слизистой оболочки языка у собаки («черный язык»).

**Распространение в природе:** Большое количество никотиновой кислоты содержится в зернах злаков и отходах мукомольной промышленности, особенно в пшеничной дерти, рисовых и пшеничных отрубях, шротах, жмыхах и кормовых дрожжах.

## 8.5. Витамин В<sub>6</sub>, адермин, пиридоксин

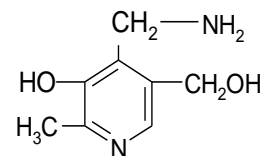
**Биологическая роль.** Роль витамина В<sub>6</sub> в обмене веществ обуславливается его участием в построении многих ферментов белкового и аминокислотного обмена. В частности, пиридоксальфосфат и пиридоксаминфосфат входят в качестве кофакторов в состав ферментов аминотрансфераз, катализирующие процессы трансаминирования, которые являются центральным звеном белкового обмена, и важнейшим звеном связи между обменом белков, углеводов и липидов.

**Структура и свойства.** Свойствами витамина В<sub>6</sub> обладают три соединения: пиридоксол, пиридоксаль и пиридоксамин. Они различаются радикалом в 4-м положении кольца пиридина. В последнее время все эти три компонента объединяются под общим названием пиридоксин:

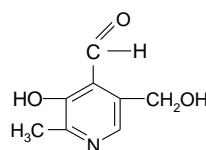


Пиридокс

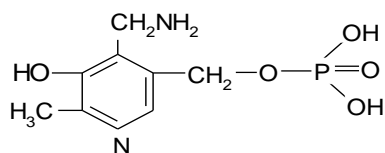
Пиридоксаль



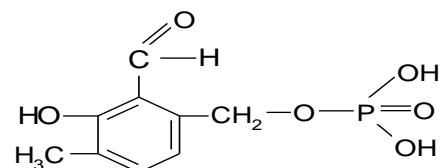
Пиридок



Все три формы встречаются в свободном или связанном виде в растительных и животных тканях и могут взаимно превращаться друг в друга. В тканях организма пиридоксаль и пиридоксамин встречаются в виде фосфорных эфиров, которые являются кофакторами в процессах переаминирования:



Фосфопиридокса



Фосфопиридокс

**Недостаток витамина В<sub>6</sub>** ухудшается аппетит, падают привесы. Прогрессирующая недостаточность приводит к патологическим изменениям кожного покрова и нервной ткани. Внешнее проявление поражения нервной ткани — общая слабость, судороги и расстройство движения.

**Распространение в природе:** Витамин В<sub>6</sub> содержится в отходах мукомольного производства и в различных растительных белковых кормах (шроты и жмыхи). Наилучшим естественным источником витамина В<sub>6</sub> являются кормовые и пивные дрожжи. Может синтезироваться микрофлорой кишечника.

### 8.6. Витамин В<sub>12</sub>, антианемический, цианкобаламин

**Биологическая роль.** Биохимические функции витамина В<sub>12</sub> у высших животных еще недостаточно изучены. Витамин В<sub>12</sub> совместно с фолиевой кислотой участвует в переносе одноуглеродных остатков и влияет на формирование подвижных метильных групп необходимых для биосинтеза ряда веществ. Восстановленная форма витамина В<sub>12</sub> с участием АТФ преобразуется в аденозилкобаламин (В<sub>12</sub>-кофермент). Витамин В<sub>12</sub> как фактор синтеза метионина необходим для образования креатина, адреналина, азотистых оснований мононуклеотидов, а отсюда нуклеиновых кислот, белков и других веществ.

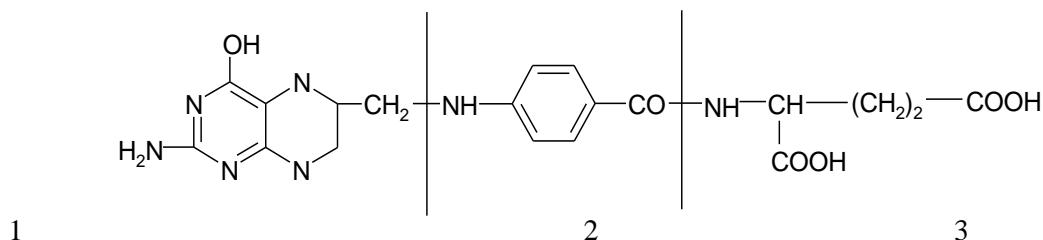
**Структура и свойства.** Витамин В<sub>12</sub> — это совокупность соединений, молекула которых образована системой порфириновых колец. В центре ее находится атом кобальта.

**Распространение в природе.** Растительные корма совсем не содержат витамина В<sub>12</sub>. Его способны синтезировать лишь гетеротрофные микроорганизмы. Бактериальный синтез витамина В<sub>12</sub> происходит в почве и в активном иле отстойников при очистке сточных вод. В активном иле содержится 20-22 мг витамина В<sub>12</sub> на 10 г сухого вещества. Богатый источник витамина В<sub>12</sub> — белковые корма животного происхождения (рыбная мука, сухой рыбный сок, мясная и мясокостная мука, сухое молоко и молочная сыворотка).

### 8.7. Витамин В<sub>с</sub>, фолиевая кислота, антианемический

**Биологическая роль:** фолиевая кислота принимает участие синтезе креатина, аминокислот (метионина, гистидина и серина), азотистых оснований нуклеиновых кислот и холина. Фолиевая кислота необходима для метилирования урацила и превращения его в тимин, а также для синтеза пуриновых оснований.

**Структура и свойства.** Фолиевая кислота является продуктом конденсации остатков 1 - птеридина, 2 - парааминобензойной и 3 - глутаминовой кислот.



**Авитаминоз.** При недостатке этого витамина развивается малокровие и резко изменяется состав крови. Нарушается образование эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов. Эти нарушения особенно выражены, если кроме фолиевой кислоты в рационе недостаточно (или нет) витамина В<sub>12</sub>.

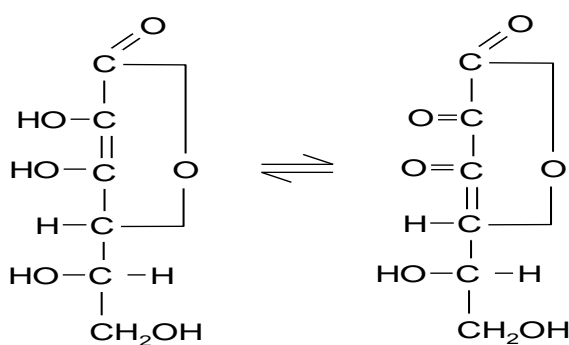
Богатым **источником** фолиевой кислоты служат зеленые части растений (лат. *folium* — лист), а также пивные и кормовые дрожжи, соевый шрот, пшеничная мука, бедны фолиевой кислотой все виды зерна злаковых культур и рыбная мука.

### 8.8. Витамин С, аскорбиновая кислота, антискорбутный

У большинства млекопитающих и птиц, кроме человека, обезьян и морских свинок, витамин С синтезируется в печени, почках и других органах из простых моносахаридов.

**Недостаток витамина С** у сельскохозяйственных животных возможен при необычных состояниях организма (стрессах, инфекционных заболеваниях). Типичный авитаминоз С – цинга, проявляется поражением кровеносных сосудов, которые становятся проницаемыми и служат причиной кровоточивости десен, слизистых оболочек и мышц, отеков нижних конечностей.

**Основными источниками** витамина С служат: болгарский перец, салат, капуста, хрен, черная смородина, цитрусовые, картофель, шиповник, хвоя.



L-аскорбиновая кислота

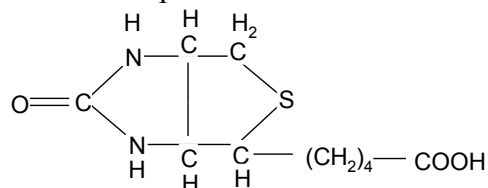
L-дегидроаскорбиновая кислота

### 8.9. Витамин Н, биотин, антисеборейный

**Биологическая роль.** Биотин является коферментом различных ферментов, в т.ч. транскарбоксилаз. Биотин участвует в синтезе жирных кислот, пуриновых оснований и мочевины, превращении пирувата в ЦУК и др.



**Структура и свойства.** В основе строения биотина лежит тиофеновое кольцо, к которому присоединена мочевиная и валериановая кислота.



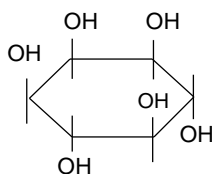
**Недостаток биотина** развивается при высоком содержании в пище сырого куриного белка авеидина, который связывает биотин и препятствует всасыванию его в кровь. Недостаток биотина сопровождается характерным поражением кожи – покраснение, шелушение всего тела, выпадение шерсти и перьев, поражение ногтей. Дерматит сопровождается выделением жира железами кожи – себорея.

**Источники.** Пивные и кормовые дрожжи, шроты и жмыхи, люцерновая мука и сухое молоко, зерна злаковых.

### 8.10. Витаминоподные соединения

**Инозит** — это шестиатомный спирт ряда циклогексана. Витаминной активностью обладает миоинозит, который является фактором роста для дрожжей.

Растительные и животные корма содержат довольно много инозита. Животные способны самостоятельно синтезировать инозит из глюкозы, поэтому, очевидно, яркий авитаминоз получен и описан только на мышах.



Биологическое действие инозита пока мало изучено. Четко установлено липотропное действие этого витамина, он предупреждает ожирение печени, особенно у кур-несушек. Это связано с тем, что в организме животных инозит используется для синтеза фосфолипидов (инозитфосфатидов), которые способствуют перемещению и окислению глицеридов.

**Источники:** печень, мясо, молоко, хлеб, овощи, фрукты. Больше всего в зародышах пшеницы.

#### **Холин**

Выделен из желчи и желтка куриного яйца.

Необходим в организме для жирового обмена и передачи нервного возбуждения. В частности, для синтеза фосфолипидов, оказывает липотропное действие, предохраняя печень от ожирения, с уксусной кислотой образует ацетилхолтин – медиатор нервной системы, участвующий в передаче нервного возбуждения. Может синтезироваться в организме из серина и метионина. При недостатке холина происходит усиленное отложение жира в тканях и органах.

Источники: белковые корма животного и растительного происхождения.

#### **Витамин Q (убихинон)**

Убихинон обязательный компонент дыхательной цепи, переносящих в митохондриях перенос электронов от мембранных дегидрогеназ (НАДН, СДГ) на

цитохромы. Витамин Q содержится в тканях животных, растений и микроорганизмов. Он может синтезироваться в организме животных из мевалоновой кислоты и продуктов обмена фенилаланина и тирозина

### **Витамин В<sub>13</sub>, оротовая кислота**

Впервые получен из молозева. Витамин В<sub>13</sub> может синтезироваться микроорганизмами, является предшественником всех пиримидиновых оснований. Способствует образованию жира из глюкозы, синтезу лактозы. Содержится в дрожжах, печени, молоке (коровьем и овечьем).

### **Витамин В<sub>15</sub>, пангамовая кислота.**

Точная роль витамина неизвестна. Считают, что он улучшает кислородное снабжение тканей и препятствует ожирению печени. Витамин необходим для синтеза тех соединений, которые содержат метильную группу (адреналин, креатин, метионин).

Она применяется при заболевании печени, сердечно-сосудистой системы склеротического характера. Потребность животных в витамине В<sub>15</sub> не выяснена. Им богаты дрожжеванные корма, рис, печень.

## **В о п р о с ы   д л я   с а м о к о н т р о л я**

1. Строение, свойства, биологическая роль и источник витамина В<sub>1</sub>
2. Строение, свойства, биологическая роль и источник витамина В<sub>2</sub>
3. Строение, свойства, биологическая роль и источник витамина В<sub>3</sub>
4. Строение, свойства, биологическая роль и источник витаминов РР, В<sub>5</sub>
5. Строение, свойства, биологическая роль и источник витамина В<sub>6</sub>
6. Строение, свойства, биологическая роль и источник витамина В<sub>12</sub>
7. Строение, свойства, биологическая роль и источник витамина В<sub>С</sub>
8. Строение, свойства, биологическая роль и источник витамина С
9. Строение, свойства, биологическая роль и источник витамина Н
10. Роль витаминсодержащих соединений

## **СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**

### **О с н о в н а я**

1. *Березов, Т. Т.* Биологическая химия : учебник / Т. Т. Березов, Б. Ф. Коровкин. - 3-е изд., перераб. и доп. - М. : Медицина, 2012. - 704 с. ISBN 978-5-2251-0013-1.
2. *Горбатова, К.К.*, Биохимия молока и молочных продуктов [Текст]: учебник / К. К. Горбатова. - 4-е изд., перераб. и доп. - СПб. : ГИОРД, 2010. - 336 с. : ил. - ISBN 978-5-98879-112-6
3. *Григорьев, В. С.*, Лекции по биохимии с основами физической и коллоидной химии: Учеб. пособие [Текст] : учебное пособие / В.С. Григорьев. - Самара : СГСХА, 2003. - 437 с.
4. *Данилова, Н. С.*, Физико-химические и биохимические основы производства мяса и мясных продуктов : учебное пособие / Н. С. Данилова. - М. : Колос С, 2008. - 280 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-9532-0513-9
5. *Пустовалова, Л. М.*, Основы биохимии для медицинских колледжей [Текст] : учебное пособие / Л. М. Пустовалова. - Ростов н/Д. : Феникс, 2003. - 448 с. - (Серия "Медицина для вас"). - ISBN 5-222-03395-3

### **Д о п о л н и т е л ь н а я**

1. *Ленинджер, А.*, Основы биохимии. М.: Мир. – 1985.–В 3-х том.-1050 с.
2. *Тюкавкина, Н.А.*, Биоорганическая химия./ Бауков Ю.И. – М.: Медицина – 1991. 528 с. ISBN 5-7107-8994-1
3. *Блинов, В.А.*, Основы клинической биохимии человека и животных./ Калюжный И.И. – Саратов: ПКИ. – 1996. – 246 с. ISBN 5-7633-0783-6
4. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. Методические указания. В 2-х частях. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
5. *Гидранович, В.И.* Биохимия. Минск: ТетраСистемс, – 2012. – 528 с. ISBN 978-985-536-244-0
6. *Блинов, В.А.*, Биологическая химия (курс лекций)/ В.А. Блинов, И.А. Сазонова; ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов: «Экспресс-тиражирование», 2007. – 398 с
7. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной. Методические указания. В 2-х частях./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
8. *Серянов Ю.В.* Краткий курс биохимии. Учебное пособие для студентов биомедицинских специальностей и аспирантов./ Фоменко Л.А., – Саратов: «СГТУ» - 2007. – 150 с.
9. базы данных, информационно-справочные и поисковые системы, Агропоиск, полнотекстовая база данных иностранных журналов Doal, поисковые системы Rambler, Yandex, Google.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИЕЙ

### 9.1. Общая характеристика энергетического обмена

Обмен веществ является основой жизнедеятельности и поддержания гомеостаза организма. Живое остается живым до тех пор, пока оно способно строить самое себя из веществ окружающей среды. Живая материя поддерживает собственное существование путем постоянного и непрерывно протекающего поглощения химических соединений из внешней среды, преобразования их в структурные элементы тела или более простые соединения и, наконец, выведения во внешнее пространство продуктов метаболического распада. На все это требуется свободная энергия, которая также производится при обмене веществ.

#### 9.1.1. Цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса)

Это циклическая последовательность ферментативных реакций, в которых реализуются превращения промежуточных продуктов (интермедиатов) в виде ди- и трикарбоновых кислот, ЦТК является путём окисления до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  аминокислот, жирных кислот и углеводов, которые вступают в этот цикл на разных его стадиях. Образующиеся ди- и трикарбоновые кислоты могут быть исходными субстратами в биосинтезе углеводов (глюконеогенез), жирных кислот, пиримидиновых нуклеотидов, порфиринов, стероидов, ацетилхолина, аминокислот и т.д.

ЦТК протекает в матриксе митохондрий. Он состоит из 8 ферментативных реакций

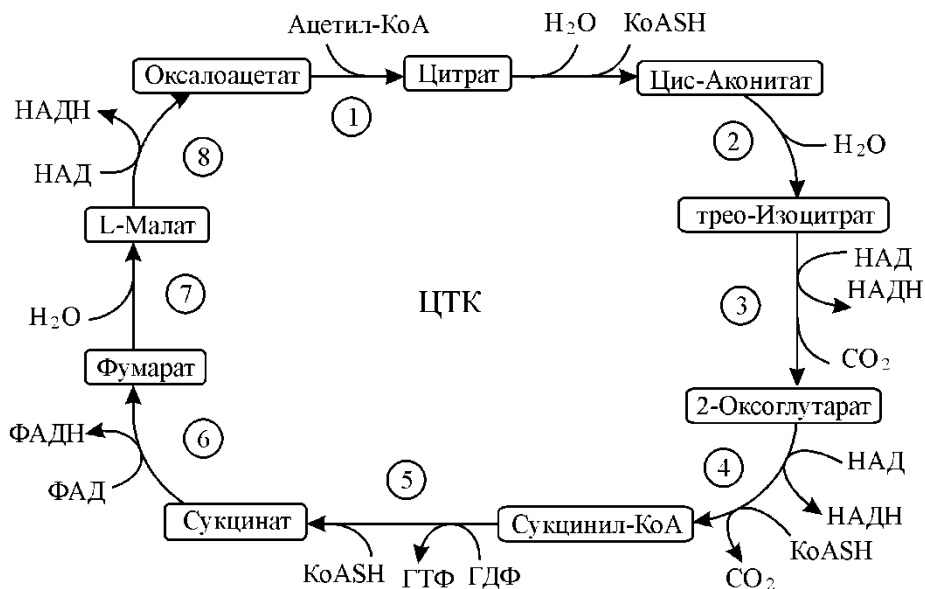
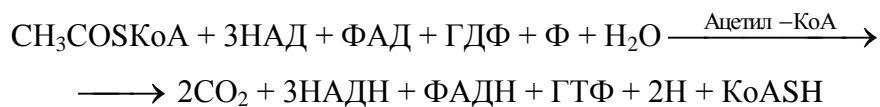


Рис. 6 Цикл трикарбоновых кислот

Расшифровка обозначений :

1.	Оксалоацетат	$\text{OOC}-\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}-\text{CH}_2-\text{COO}^-$
	F <sub>1</sub>	цитрат-оксалоацетаталиаза
	Цитрат	$\text{OOC}-\text{CH}_2-\overset{\text{COO}^-}{\underset{ }{\text{C}}}(\text{OH})-\text{CH}_2-\text{COO}^-$
2.	Цис-Аконитат	$\text{OOC}-\text{CH}=\overset{\text{COO}^-}{\underset{ }{\text{C}}}-\text{CH}_2-\text{COO}^-$
	F <sub>2</sub>	аконитат-гидратаза
	трео-Изоцитрат	$\text{OOC}-\text{CH}_2-\text{CH}(\text{OH})-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{COO}^-$
3.	2-Оксоглутарат	$\text{OOC}-\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{COO}^-$
	F <sub>3</sub>	НАД+изоцитратдегидрогеназа
4.	Сукцинил-КоА	$\text{SKoA}-\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{COO}^-$
	F <sub>4</sub>	$\left\{ \begin{array}{l} 2\text{-оксоглутаратдегидрогеназа} \\ \text{дигидролипоилсукцинилтрансфераза} \\ \text{дигидролипоилдегидрогеназа} \end{array} \right.$
5.	Сукцинат	$\text{OOC}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{COO}^-$
	F <sub>5</sub>	сукцинил-КоА-синтетаза
6.	Фумарат	$\text{OOC}-\text{CH}=\text{CH}-\text{COO}^-$
	F <sub>6</sub>	сукцинатдегидрогеназа
7.	L-Малат	$\text{OOC}-\text{CH}(\text{OH})-\text{CH}_2-\text{COO}^-$
	F <sub>7</sub>	= фумарат-гидратаза
8.	Оксалоацетат	$\text{OOC}-\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}-\text{CH}_2-\text{COO}^-$
	F <sub>8</sub>	L-малатдегидрогеназа

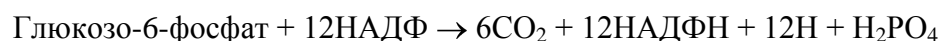
Суммарная реакция:





	F <sub>3</sub>	6-Фосфоглюконат-дегидрогеназа
4.	Рибозо-5-фосфат	ОНС-СНОН-СНОН-СНОН-СН <sub>2</sub> -Ф Пентозфцзомераза
5.	Ксилулозо-5-фосфат	НОН <sub>2</sub> С-С-СНОН-СНОН-СН <sub>2</sub> ОФ    О
	F <sub>5</sub>	Фосфорибулозоэпимераза
6.	Седугиптулоза-7-фосфат	НОСН <sub>2</sub> -СНОН-СНОН-СНОН-СНОН-СНОН-СН <sub>2</sub> ОФ
	F <sub>6</sub>	Транскетолаза
	Глицеральдегид-3-фосфат	ОНС-СНОН-СН <sub>2</sub> ОФ
7.	Эритрозо-4-фосфат	ОНС-СНОН-СНОН-СН <sub>2</sub> ОФ
	F <sub>7</sub>	Трансальдолаза
8.	Глицеральдегид-3-фосфат	ОНС-СНОН-СН <sub>2</sub> ОФ
	F <sub>8</sub>	Транскетолаза
9.	Дигидроацетонфосфат	НОН <sub>2</sub> С-С-СН <sub>2</sub> ОФ    О
	F <sub>9</sub>	Триозофосфатизомераза
10.	Фруктозо-1,6-дифосфат	ФОН <sub>2</sub> С-С-СНОН-СНОН-СНОН-СН <sub>2</sub> ОФ    О
	F <sub>10</sub>	Альдолаза
11.	Фруктозо-6-фосфат	НОН <sub>2</sub> С-С-СНОН-СНОН-СНОН-СН <sub>2</sub> ОФ    О
	F <sub>11</sub>	Фруктозо-бис-фосфатаза
12.	Глюкозо-6-фосфат	ОНС-СНОН-СНОН-СНОН-СНОН-СН <sub>2</sub> ОФ
	F <sub>12</sub>	Гексозофосфатизомераза

Сумманая реакция:



12НАДФН служат «топливом» для митохондрий, давая ~ 33 АТФ, эквивалентные 1013 кДж ≈ 242 ккал. Рибозо-5-фосфат может извлекаться из ПФЦ и идти на

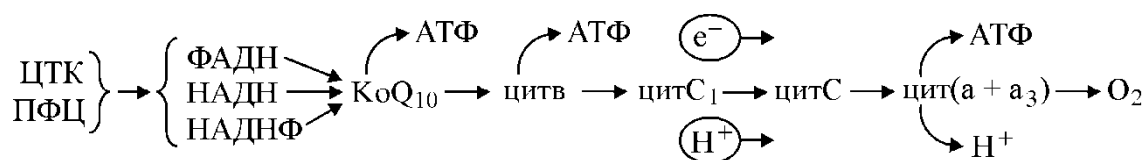
построение нуклеотидов и нуклеиновых кислот, фруктозо-6-фосфат и глицеральдегид-3-фосфат являются промежуточными продуктами гликолиза.

Нелинейность ПФЦ видна из наличия параллельных реакций и придаёт, ему гибкость.

Активность ферментов ПФЦ регулируется отношением [НАДФ]/[НАДФН] и при величине этого отношения 0,02 она максимальна, снижаясь на 90% при уменьшении этого отношения до 0,01. Недостаточность по  $F_1 = \text{Глюкоза-6-дегидрогеназа}$  в эритроцитах может привести к анемии, а по  $F_5 = F_8 = \text{Транскетолазы}$  – к нервно-психическому расстройству – синдрому Вернике-Корсакова. ПФЦ открыт в 1931 г. О.Варбургом.

## 9.2. Дыхательная цепь митохондрий

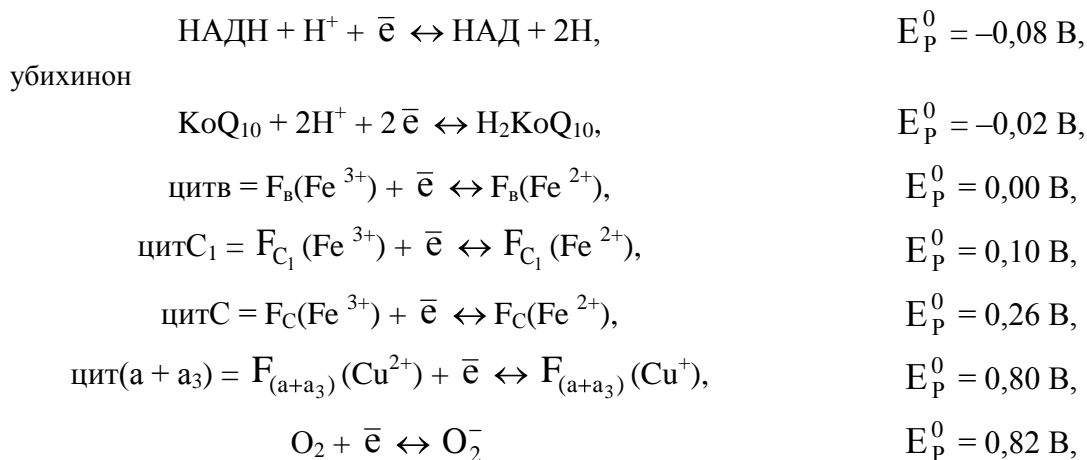
При сильном упрощении она выглядит следующим образом:



Суть дыхательного механизма сводится к согласованному переносу протонов и электронов от субстратов ЦТК и ПФЦ через цепь коферментов и ферментов на молекулу  $O_2$ . Поскольку непосредственный перенос протонов и электронов от субстратов на  $O_2$  требует очень большого Red/ox-потенциала, нереального для митохондрий:

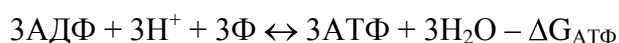


то по цепи интермедиаторов-переносчиков идёт постепенно увеличение Red/Ox-потенциала до приемлемых величин:





Как это видно из схемы, биоэлектрохимическое окисление субстратов сопровождается выделением 3 молекул АТФ с поглощением  $\Delta G_{\text{АТФ}} = 30,7 \times 3 = 92,1$  кДж/моль по реакции:



Согласно электрохимической термодинамике эти затраты на образование полезного продукта в виде АТФ должны покрываться за счёт разности потенциалов  $\Delta E$  между конечным и исходным состоянием субстрата и продукта.

$$\Delta G_{\text{Red/Ox}} = zF\Delta E,$$

где  $F = 96500$  Кл/моль и  $z = 4$

Исходное состояние:



Конечное состояние:



Отсюда следует, что  $\Delta E = E_{\text{Ox}}^0 - E_{\text{Red}}^0 = 0,9 \text{ В}$  и

$$\Delta G_{\text{Red/Ox}} = 4 \cdot 96500 \cdot 0,9 = 347 \text{ КДж/моль}$$

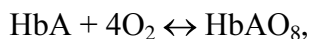
Итак, для дыхания митохондрий:

$$\text{к.п.д.} = \frac{\Delta G_{\text{АТФ}}}{\Delta G_{\text{Red/Ox}}} \cdot 100\% = \frac{92}{347} \cdot 100 = 27\%,$$

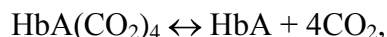
и 73% энергии «сгорания» субстратов переходит в тепло.

### 9.3. Биологическое значение обмена

Это процессы усвоения, превращения и выведения из организма неорганических веществ. Важнейшее значение имеет при этом обмен  $\text{O}_2$  и  $\text{CO}_2$ , происходящий в реакциях дыхания, а также водно-солевой обмен между  $\text{H}_2\text{O}$  и катионами  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  с анионами  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{H}_3\text{PO}_4^-$ ,  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ . Кроме этого, важен обмен между  $\text{Na}$  и  $\text{NH}_3$ , который животные организма не могут осуществлять самостоятельно из-за трудностей связывания атмосферного азота. Источниками  $\text{NH}_3$  в природе являются специальные бактерии, способные восстанавливать азот с помощью своих ферментов. Например, бактерия *Azospirillum brasilense* (бразильская азоспирилла) с ключевым ферментом фиксации атмосферного азота в виде аллостерической синтетазы с  $\text{Mg}^+$ -активацией. Как правило такие бактерии находятся в почвенном симбиозе с корнями различных растений и «подкармливают» их связанным азотом. От растений этот связанный азот переходит к животным и человеку. Кислород поступает в организм из атмосферы, связываясь с гемоглобином эритроцитов крови по схеме:



реализующейся в альвеолах лёгких. Здесь же протекает и процесс выделения диоксида углерода:



В обратном направлении идут процессы газообмена в мышцах и других «дышащих» с помощью митохондрий тканях.

Излишек  $\text{NH}_3$  и  $\text{CO}_2$  удаляется также в орнитиновом цикле (ОЦ), а также с помощью фермента карбоксиангидразы (КОА):



$\text{NaHCO}_3$ ,  $\text{NaH}_2\text{PO}_4$ ,  $\text{H}_2\text{CO}_3$  и  $\text{HbA}(\text{CO}_2)_4$  образуют буферную систему крови, поддерживая её кислотность постоянной на уровне  $\text{pH}$  7,38-7,58.

$\text{Na}^+$  и  $\text{K}^+$  непрерывно обмениваются между цитоплазмой клетки и окружающей средой, причём  $\text{K}^+$  «закачиваются» в цитоплазму, а  $\text{Na}^+$  «выкачиваются» из неё, создавая предпосылки для возникновения биоэлектрoхимических потенциалов и генерации нервных импульсов. В последнем процессе участвуют и катионы  $\text{Ca}^{2+}$ .

Основным же «потребителем»  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{PO}_4^{3-}$  являются костные ткани, минеральная компонента которых состоит из гидроксиапатита:



В прямом направлении идёт процесс остеосинтеза, а в обратном –остеврезорбции. Кроме этого, фосфатные анионы и фосфорная кислота участвуют в огромном количестве реакций биосинтеза и выработке энергии, а катионы металлов обеспечивают высокое осмотическое давление крови порядка  $0,78 \text{ Мпа} = 7,8 \text{ атм!}$

Водно-солевой обмен идёт через почки, обильно снабженные кровеносной системой.

Ежедневно возобновляемые потребности (мг):

$\text{Na}^+$	125
$\text{K}^+$	75
$\text{Ca}^{2+}$	60
$\text{Mg}^{2+}$	35
$\text{Cl}^-$	25
$\text{HPO}_4^{2-}$	105

Кроме этого, взрослый человек выпивает за сутки 2-5 л воды.

Большое значение имеют и змикроэлементы: Fe, Cu, Zn, Co, Mo, F, I и т.д.

Общая схема обмена веществ без водно-солевой системы и учёта непосредственной связи между ЦТК, ОЦ и ПФЦ приведена ниже. Она состоит из трёх взаимосвязанных блоков обмена углеводов, азотсодержащих веществ, карбоновых кислот и липидов, а также включает процессы гликолиза, глюкогенеза, дыхания и фиксации азота в виде  $\text{NH}_3$ .

## Вопросы для самоконтроля

1. Характеристика энергетического обмена
2. Цикл трикарбоновых кислот, связь с системой обмена веществ
3. Пентозофосфатный цикл, связь с системой обмена веществ
4. Дыхательная цепь митохондрий
5. Значение обмена веществ

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

### Основная

1. *Березов, Т. Т.* Биологическая химия : учебник / Т. Т. Березов, Б. Ф. Коровкин. - 3-е изд., перераб. и доп. - М. : Медицина, 2012. - 704 с. ISBN 978-5-2251-0013-1.
2. *Горбатова, К.К.*, Биохимия молока и молочных продуктов [Текст]: учебник / К. К. Горбатова. - 4-е изд., перераб. и доп. - СПб. : ГИОРД, 2010. - 336 с. : ил. - ISBN 978-5-98879-112-6
3. *Григорьев, В. С.*, Лекции по биохимии с основами физической и коллоидной химии: Учеб. пособие [Текст] : учебное пособие / В.С. Григорьев. - Самара : СГСХА, 2003. - 437 с.
4. *Данилова, Н. С.*, Физико-химические и биохимические основы производства мяса и мясных продуктов : учебное пособие / Н. С. Данилова. - М. : Колос С, 2008. - 280 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-9532-0513-9
5. *Пустовалова, Л. М.*, Основы биохимии для медицинских колледжей [Текст] : учебное пособие / Л. М. Пустовалова. - Ростов н/Д. : Феникс, 2003. - 448 с. - (Серия "Медицина для вас"). - ISBN 5-222-03395-3

### Дополнительная

1. *Ленинджер, А.*, Основы биохимии. М.: Мир. – 1985.–В 3-х том.-1050 с.
2. *Тюкавкина, Н.А.*, Биоорганическая химия./ Бауков Ю.И. – М.: Медицина – 1991. 528 с. ISBN 5-7107-8994-1
3. *Блинов, В.А.*, Основы клинической биохимии человека и животных./ Калужный И.И. – Саратов: ПКИ. – 1996. – 246 с. ISBN 5-7633-0783-6
4. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. Методические указания. В 2-х частях. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
5. *Гидранович, В.И.* Биохимия. Минск: ТетраСистемс, – 2012. – 528 с. ISBN 978-985-536-244-0
6. *Блинов, В.А.*, Биологическая химия (курс лекций)/ В.А. Блинов, И.А. Сазонова; ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов: «Экспресс-тиражирование», 2007. – 398 с
7. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной. Методические указания. В 2-х частях./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
8. *Серянов Ю.В.* Краткий курс биохимии. Учебное пособие для студентов биомедицинских специальностей и аспирантов./ Фоменко Л.А., – Саратов: «СГТУ» - 2007. – 150 с.
9. базы данных, информационно-справочные и поисковые системы, Агропоиск, полнотекстовая база данных иностранных журналов Doal, поисковые системы Rambler, Yandex, Google.

## ОБМЕН БЕЛКОВ. ЗНАЧЕНИЕ И ОБЩИЕ ПУТИ МЕТАБОЛИЗМА

### 10.1. Обмен веществ его значение и общие пути.

**Обмен веществ или метаболизм** – это превращение соединений, которое происходит в живых организмах и лежит в основе их жизнедеятельности. Значение обмена веществ:

- в восстановлении постоянно теряемых организмом веществ, входящих в состав тканей и тканевых жидкостей;

- в обеспечении организма энергией, необходимой для его жизнедеятельности.

Метаболические (обменные) пути разделяют на два этапа: катаболические и анаболические.

**Катаболические пути** – это процессы распада, деградации, при этом крупные органические молекулы разрушаются, обычно в окислительных реакциях, до простых компонентов (метаболитов). В результате таких процессов выделяется свободная химическая энергия, которая используется и преобразуется в другие формы энергии – механическую, электрическую, тепловую.

**Анаболические пути** – это процессы синтеза, восстановительные реакции. При этом из относительно простых метаболитов образуются сложные органические компоненты клетки. Здесь происходит затрата химической энергии.

Катаболические и анаболические пути связывают между собой центральные пути обмена. В этот центральный метаболический котел (пул) поступает ограниченное число небольших органических молекул. Так, при распаде углеводов образуются триозофосфаты и пировиноградная кислота; при разрушении жиров – ацетил-КоА, пропионил-КоА и глицерин, при распаде белков – ацетил-КоА, оксалоацетат,  $\alpha$ -кетоглутарат, фумарат и сукцинат.

### 10.2. Азотистый баланс. Биологическая ценность белков

В организме все белки подвергаются постоянному распаду и синтезу. Для оценки состояния обмена белков весьма точным критерием является определение **азотистого баланса**.

Если из организма за сутки выводится меньше азота, чем было введено его с пищей, то это **положительный азотистый баланс**. При этом синтетические процессы преобладают над процессами катаболизма белков органов и тканей. Такой баланс характерен для растущих организмов и для периода беременности.

Если количество азота принятого с пищей оказывается меньше выводимого с калом и мочой, то говорят об **отрицательном азотистом балансе**. При этом усиливаются процессы распада белков органов и тканей. Подобное состояние встречается при голодании, белковой недостаточности разной степени, тяжелых заболеваниях, инфекциях, в пожилом возрасте и т.д.

При **азотистом равновесии** имеется полное соответствие между количеством азота получаемого с пищей и количеством его, теряемого с мочой. Такое состояние характерно для здорового взрослого человека и животных, находящихся на полноценной диете с нормальным суточным содержанием белка.

Суточное потребление белка ребенком в возрасте 1-3 года должно составлять не менее 55г, в возрасте 4-6 лет – 72г, 7-9 лет – 89г, 10-13 лет – 100г, а в возрасте 13-15 лет – 106г, взрослый человек должен потреблять не менее 100г белка.

Нормальный ход обмена белка в организме зависит не только от количества белка, принимаемого с пищей, но и от качественного состава белков, то есть о биологической ценности белка, которая, определяется степенью его усвоения, соотношением аминокислот, (например, на 100г белка должно приходиться 1г лизина, 1г триптофана, 1г метионина. Если метионина будет 0,5г, то усвояемость белка составит лишь 50%). Из животных белков наиболее ценными являются белки молока, мяса и куриного яйца, а из растительных – белок картофеля. Кроме того, биологическая ценность белка будет тем выше, чем ближе его аминокислотный состав к составу белков данного организма, чем больше он содержит незаменимых аминокислот и чем легче белок переваривается в соках желудочно-кишечного тракта.

### 10.3. Переваривание белков

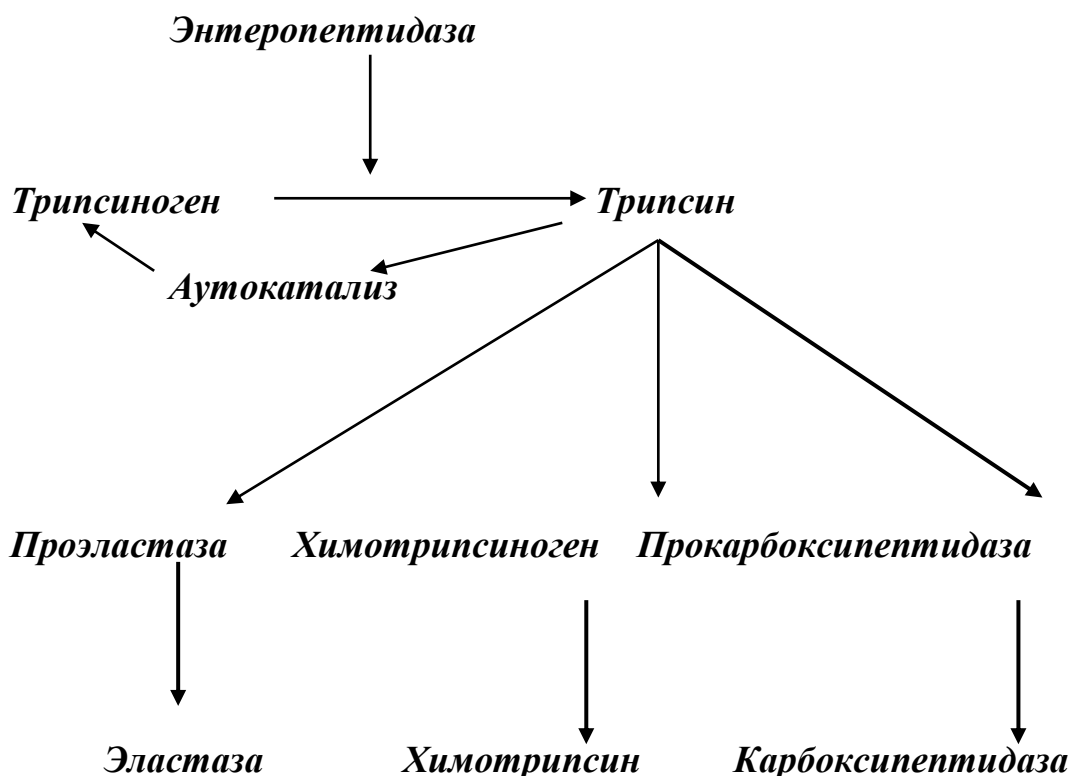
У млекопитающих и человека расщепление белка начинается в желудке. Оно происходит под влиянием пепсина. Этот фермент выделяется главными клетками слизистой желудка в неактивной форме, в виде пепсиногена. Профермент же под влиянием всегда присутствующих малых количеств пепсина и свободной соляной кислоты превращается в активный пепсин. Процесс носит название автокаталитического. Из желудочного сока выделен еще один протеолитический фермент гастрин с аналогичным спектром действия.

Пепсин разрывает пептидную связь, образованную аминокислотными группами ароматических и кислых аминокислот. Образовавшиеся полипептиды подвергаются в кишечнике действию нескольких протеолитических ферментов. Некоторые из них выделяются через проток поджелудочной железы в виде неактивных предшественников: трипсиногена, химотрипсиногена, прокарбоксипептидаз и проэластазы. Так, трипсиноген (249 аминокислот) под влиянием энтеропептидазы (выделяется стенкой кишечника), малых количеств трипсина или ионов кальция, превращается в активный трипсин. При этом от N-конца трипсиногена отщепляется гексапептид. Трипсин максимально активен при pH 7,0 и расщепляет пептидные связи, в которых участвуют карбоксильные группы аргинина или лизина. Это эндопептидаза.

Химотрипсиноген также представляет собой одну полипептидную цепь, в которой обнаружено 5 дисульфидных мостиков. Образование химотрипсина катализируется трипсином и протекает в 3 стадии. Вначале полипептидная цепь расщепляется между 15 и 16 остатками аминокислот и образуется  $\pi$ -химотрипсин, он активен, но неустойчив. Затем от одного из фрагментов под влиянием трипсина отщепляются остатки 14 и 15 (серин и аргинин) – образуется  $\sigma$ -химотрипсин. Наконец, в последней стадии от фермента отщепляется дипептид (148 и 149 остатки – треонин и аспарагин). При этом образуется активный  $\alpha$ -химотрипсин, состоящий из трех полипептидных цепей, удерживаемых пятью дисульфидными связями. Химотрипсин гидролизует пептидные связи, образованные карбоксильными группами триптофана, фенилаланина или тирозина, в меньшей степени – лейцина и метионина. Это также эндопептидаза.

Затем пептиды подвергаются в кишечнике действию карбоксипептидаз А и В. Это экзопептидазы, они гидролизуют только концевые пептидные связи. Карбоксипептидаза А гидролизует все COOH-концевые связи, за исключением, если они образованы лизином или аргинином или когда предпоследней аминокислотой является пролин.

Карбоксипептидаза В атакует только COOH-концевые остатки лизина или аргинина. Секрецию ферментов поджелудочной кислоты (трипсиногена, химотрипсиногена и прокарбоксипептидазы) стимулирует гормон холецистокинин, продукцию которого, в свою очередь вызывают аминокислоты, поступившие в двенадцатиперстную кишку. Под влиянием еще одной эндопептидазы - эластазы расщепляются пептидные связи, образованные главным образом глицином, аланином и серином.



**Рис. 8** Активация протеиназ в кишечнике

Стенка кишечника секретирует лейцинаминопептидазу – экзопептидазу, гидролизующую NH<sub>2</sub>-концевые пептидные связи. Аналогичным образом действует аланинаминопептидаза, которая более специфична и гидролизует пептидные связи, в образовании которых участвует N-концевой аланин. Завершают процесс переваривания пептидов, с образованием свободных аминокислот, дипептидазы. Их известно несколько: глицил-глицин-дипептидаза, пролиназа, пролидаза.

### Вопросы для самоконтроля

1. Обмен веществ его значение.
2. Общие пути обмена веществ.
3. Азотистый баланс.
4. Биологическая ценность белков.
5. Переваривание белков
6. Активация протеиназ в кишечнике

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

### О с н о в н а я

1. *Березов, Т. Т.* Биологическая химия : учебник / Т. Т. Березов, Б. Ф. Коровкин. - 3-е изд., перераб. и доп. - М. : Медицина, 2012. - 704 с. ISBN 978-5-2251-0013-1.
2. *Горбатова, К.К.*, Биохимия молока и молочных продуктов [Текст]: учебник / К. К. Горбатова. - 4-е изд., перераб. и доп. - СПб. : ГИОРД, 2010. - 336 с. : ил. - ISBN 978-5-98879-112-6
3. *Григорьев, В. С.*, Лекции по биохимии с основами физической и коллоидной химии: Учеб. пособие [Текст] : учебное пособие / В.С. Григорьев. - Самара : СГСХА, 2003. - 437 с.
4. *Данилова, Н. С.*, Физико-химические и биохимические основы производства мяса и мясных продуктов : учебное пособие / Н. С. Данилова. - М. : Колос С, 2008. - 280 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-9532-0513-9
5. *Пустовалова, Л. М.*, Основы биохимии для медицинских колледжей [Текст] : учебное пособие / Л. М. Пустовалова. - Ростов н/Д. : Феникс, 2003. - 448 с. - (Серия "Медицина для вас"). - ISBN 5-222-03395-3

### Д о п о л н и т е л ь н а я

1. *Ленинджер, А.*, Основы биохимии. М.: Мир. – 1985.–В 3-х том.-1050 с.
2. *Тюкавкина, Н.А.*, Биоорганическая химия./ Бауков Ю.И. – М.: Медицина – 1991. 528 с. ISBN 5-7107-8994-1
3. *Блинов, В.А.*, Основы клинической биохимии человека и животных./ Калюжный И.И. – Саратов: ПКИ. – 1996. – 246 с. ISBN 5-7633-0783-6
4. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. Методические указания. В 2-х частях. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
5. *Гидранович, В.И.* Биохимия. Минск: ТетраСистемс, – 2012. – 528 с. ISBN 978-985-536-244-0
6. *Блинов, В.А.*, Биологическая химия (курс лекций)/ В.А. Блинов, И.А. Сазонова; ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов: «Экспресс-тиражирование», 2007. – 398 с
7. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной. Методические указания. В 2-х частях./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
8. *Серянов Ю.В.* Краткий курс биохимии. Учебное пособие для студентов биомедицинских специальностей и аспирантов./ Фоменко Л.А., – Саратов: «СГТУ» - 2007. – 150 с.
9. базы данных, информационно-справочные и поисковые системы, Агропоиск, полнотекстовая база данных иностранных журналов Doal, поисковые системы Rambler, Yandex, Google.

## ОБМЕН БЕЛКОВ. ПРОМЕЖУТОЧНЫЙ ОБМЕН АМИНОКИСЛОТ

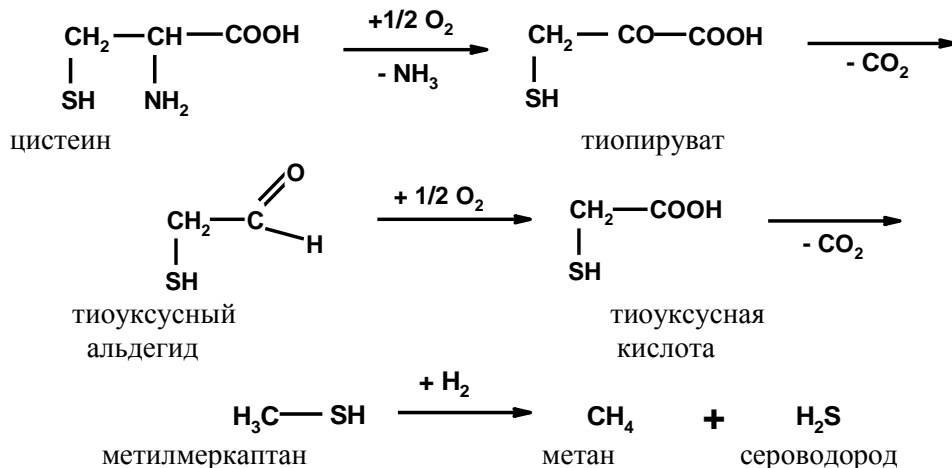
### 11.1. Промежуточный обмен аминокислот

Тонкие механизмы всасывания аминокислот в кишечнике изучены недостаточно. Имеются сведения о всасывании небольшой части мелких пептидов. Однако где они гидролизуются – на клеточной поверхности или внутри клеток кишечника до сих пор окончательно не установлено. Что касается аминокислот, то энергия для их транспорта может поставляться биохимическими реакциями (направляемый метаболизмом транспорт) или они могут всасываться активно, благодаря работе  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ - насоса, в частности за счет энергии движения ионов натрия. На всасывание аминокислот влияют многие факторы. Так, чем больше объем пищи, тем слабее всасываются аминокислоты. Алкоголь тормозит всасывание аминокислот. Для хорошего всасывания необходимо оптимальное соотношение аминокислот. При отсутствии метионина, остальные аминокислоты не всасываются, недостаток или отсутствие гистидина тормозит всасывание 10 аминокислот.

Итак, в результате распада белков пищи образуются свободные аминокислоты, которые всасываются эпителиальными клетками тонкого кишечника. Эволюционно-детерминированный, биологический смысл переваривания пищевых белков в желудочно-кишечном тракте состоит в том, чтобы путем последовательного действия протеолитических ферментов лишить белки пищи видовой и тканевой специфичности. Второе значение переваривания пищевых белков состоит в том, чтобы придать продуктам распада белка способность всасываться в кровь через стенку кишечника. Примерно 95-97% белков пищи всасывается в виде свободных аминокислот.

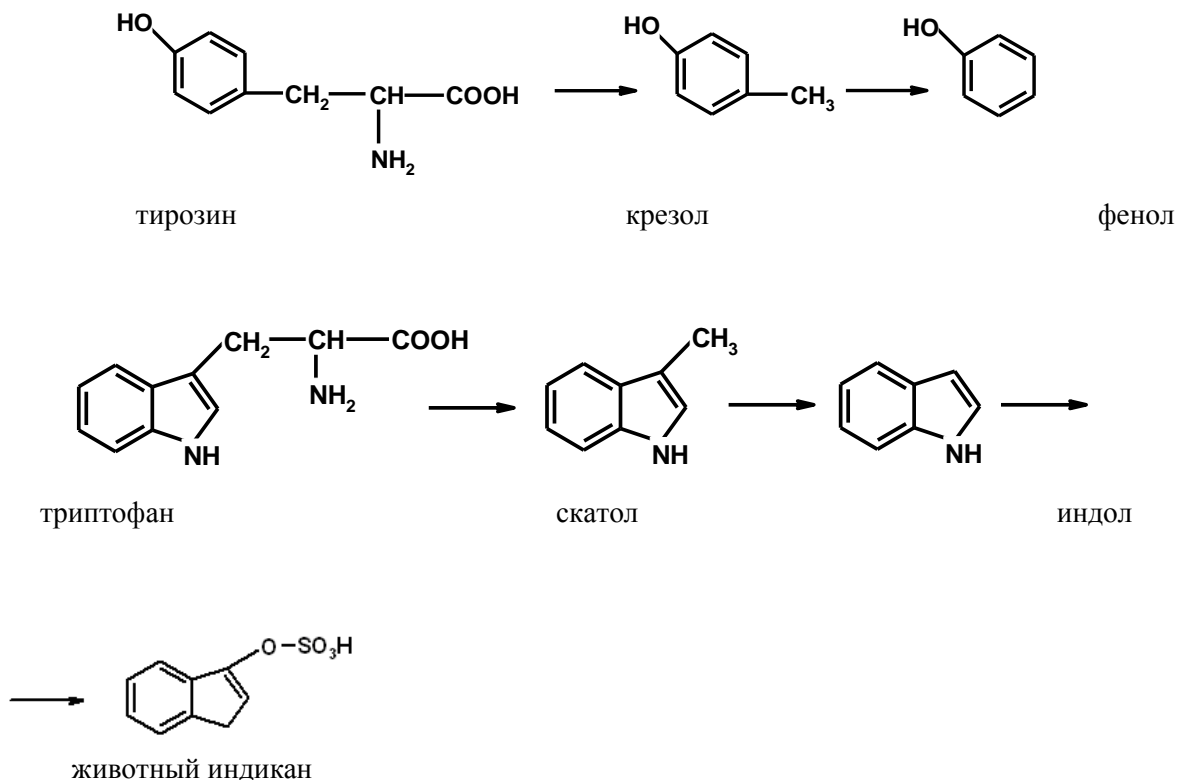
### 11.2. Пути утилизации аммиака

Часть не расщепившихся и не всосавшихся аминокислот в толстом отделе кишечника подвергаются **гниению**. При этом образуются газы: метан, сероводород, аммиак и углекислый и ядовитые вещества. Так, при гниении, цистеина образуется ядовитое вещество метилмеркаптан ( $\text{CH}_3 - \text{SH}$ ), который в норме распадается на метан и сероводород.



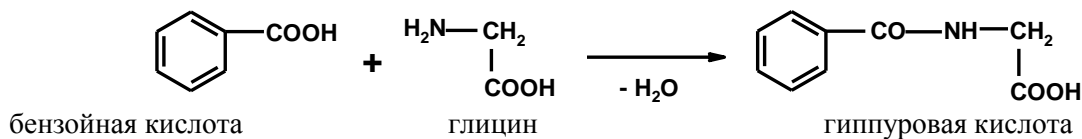


При гниении в кишечнике тирозина образуются фенол и крезол, а триптофана – скатол и индол.



### 11.2.1. Детоксикация

Часть токсических веществ всасывается в кровь, доносится током крови до печени и там обезвреживается. Детоксикация веществ в печени обычно включает две фазы. В первой – метаболит подвергается окислению, восстановлению или гидролизу, благодаря чему у него возникают дополнительные функциональные группы:  $\text{NH}_2$ ,  $\text{SH}$ ,  $\text{COOH}$ ,  $\text{OH}$  и др. Для второй фазы характерны реакции конъюгации – к функциональным группам присоединяются глюкуроновая кислота, серная кислота, глицин, глутамин или ацетильный остаток:



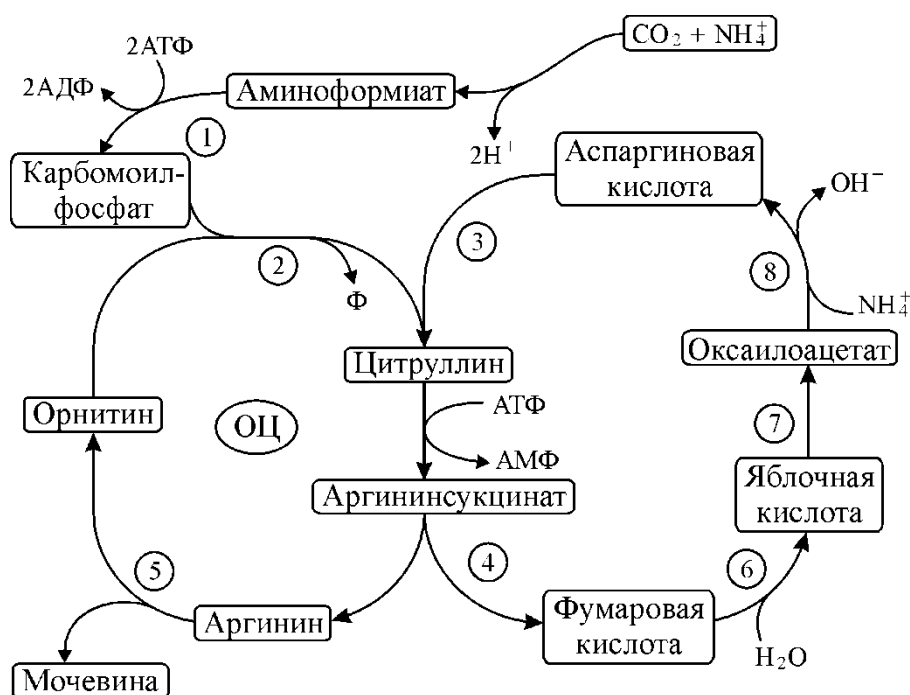
В результате этих модификаций вещество становится менее токсичным, более растворимым в воде и легче выводится из организма. Конечным продуктом детоксикации индола является животный индикан. В норме, в крови содержание его составляет 0,25-0,8 мг/л. Оно резко возрастает в крови и моче при задержке пищи в кишечнике, например при завороте кишок, и значит при сильном развитии в нем гнилостных процессов. Всегда при пище богатой белками концентрация индикана в крови возрастает, а при углеводном питании и голодании уменьшается. Изменение содержания индикана в моче служит одним из диагностических тестов на состояние процесса пищеварения в организме человека.

Аминокислоты, которые всосались из кишечника, попадают в кровь и доносятся до всех органов и тканей. Здесь они используются по различным направлениям, в первую очередь, для синтеза белка. В конечном счете из 20 аминокислот десять превращаются в ацетил-КоА (аланин, глицин, серии, цистеин, треонин, тирозин, фенилаланин, лизин, триптофан, лейцин), пять – в  $\alpha$ -кетоглутарат (аргинин, гистидин, глутаминовая кислота, глутамин и пролин), три – в сукцинил-КоА (метионин, изолейцин, валин) и две – в оксалоацетат и фумарат, как части фенилаланина и тирозина. Т.о. из множества соединений, в частности аминокислот, образуется всего несколько, причем, достаточно простых. Эти вещества участвуют в синтезе углеводов, липидов, холина, креатина, пептидов, других аминокислот, порфиринов (гемма, гемоглобина, цитохромов), белков ферментов, гормонов, антител, НАДа, пуринов и пиримидинов, мочевины.

Перенос аминокислот как через внешнюю клеточную мембрану, так и через внутриклеточные мембраны осуществляет, видимо, специальная транспортная система. Механизм ее изучен недостаточно. Считают, что особую роль в транспорте аминокислот играет фермент  $\gamma$ -глутамилтрансфераза.

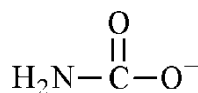
### 11.3. Орнитиновый цикл (цикл мочевины).

Это циклическая последовательность ферментативных реакций, в результате , которых происходит ассимиляция,  $\text{NH}_3$  ( $\text{NH}_4$ ) и синтез мочевины, выводящей избыток азота из организма. ОЦ протекает в клетках печени (гепатоцитах) и он состоит из 8 реакций:



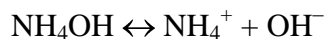
Формулы веществ:

Аминоформиат





Через образование фумаровой кислоты и оксалоацетата ОЦ связан с ЦТК. Из-за поглощения  $\text{CO}_2$  и  $\text{NH}_4^+$  и реакций диссоциации



ОЦ играет роль в поддержании рН крови на постоянном уровне. Расстройства ОЦ способны из-за отравления  $\text{NH}_4^+$  вызвать непереносимость белков пищи и психические патологии. ОЦ открыт в 1932 г. Х.Кребсом и К.Хензелейтом.

### Вопросы для самоконтроля

1. Основные этапы промежуточного обмена аминокислот
2. Пути утилизации аммиака
3. Процессы гниения
4. Детоксикация
5. Ферментативные реакции орнитинового цикла

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### Основная

1. *Березов, Т. Т.* Биологическая химия : учебник / Т. Т. Березов, Б. Ф. Коровкин. - 3-е изд., перераб. и доп. - М. : Медицина, 2012. - 704 с. ISBN 978-5-2251-0013-1.
2. *Горбатова, К.К.*, Биохимия молока и молочных продуктов [Текст]: учебник / К. К. Горбатова. - 4-е изд., перераб. и доп. - СПб. : ГИОРД, 2010. - 336 с. : ил. - ISBN 978-5-98879-112-6
3. *Григорьев, В. С.*, Лекции по биохимии с основами физической и коллоидной химии: Учеб. пособие [Текст] : учебное пособие / В.С. Григорьев. - Самара : СГСХА, 2003. - 437 с.
4. *Данилова, Н. С.*, Физико-химические и биохимические основы производства мяса и мясных продуктов : учебное пособие / Н. С. Данилова. - М. : Колос С, 2008. - 280 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-9532-0513-9
5. *Пустовалова, Л. М.*, Основы биохимии для медицинских колледжей [Текст] : учебное пособие / Л. М. Пустовалова. - Ростов н/Д. : Феникс, 2003. - 448 с. - (Серия "Медицина для вас"). - ISBN 5-222-03395-3

#### Дополнительная

1. *Ленинджер, А.*, Основы биохимии. М.: Мир. – 1985.–В 3-х том.-1050 с.
2. *Тюкавкина, Н.А.*, Биоорганическая химия./ Бауков Ю.И. – М.: Медицина – 1991. 528 с. ISBN 5-7107-8994-1
3. *Блинов, В.А.*, Основы клинической биохимии человека и животных./ Калюжный И.И. – Саратов: ПКИ. – 1996. – 246 с. ISBN 5-7633-0783-6
4. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Филиппенко О.В. Методические указания. В 2-х частях. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
5. *Гидранович, В.И.* Биохимия. Минск: ТетраСистемс, – 2012. – 528 с. ISBN 978-985-536-244-0
6. *Блинов, В.А.*, Биологическая химия (курс лекций)/ В.А. Блинов, И.А. Сазонова; ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов: «Экспресс-тиражирование», 2007. – 398 с

7. *Бурилина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной. Методические указания. В 2-х частях./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.

8. *Серянов Ю.В.* Краткий курс биохимии. Учебное пособие для студентов биомедицинских специальностей и аспирантов./ Фоменко Л.А., – Саратов: «СГТУ» - 2007. – 150 с.

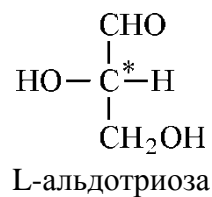
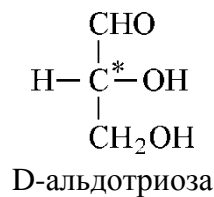
9. базы данных, информационно-справочные и поисковые системы, Агропоиск, полнотекстовая база данных иностранных журналов Doal, поисковые системы Rambler, Yandex, Google.

## ОБМЕН УГЛЕВОДОВ. ОБЩАЯ ХАРИКТЕРИСТИКА

### 12.1. Общая характеристика и классификация углеводов

Термин углеводы возник потому, что первые известные представители этого класса отвечали брутто-формуле  $C_m(H_2O)_m$  (углерод + вода). Углеводы принято делить на моносахариды, олигосахариды и полисахариды.

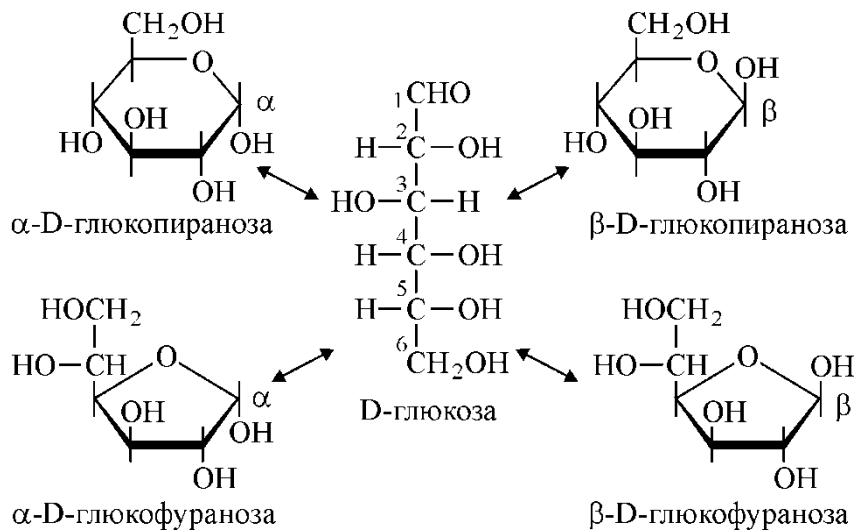
**Моносахариды** – это полигидроксиальдегиды (альдозы) или полигидроксикетоны (кетозы) с линейной цепью из 3-9 атомов углерода, каждый из которых (кроме карбонильного) связан с группой OH. Простейший моносахарид – глицериновый альдегид (альдотриозы):



$m = 3$  – триозы,  $m = 4$  – тетрозы,  $m = 5$  – пентозы,  $m = 6$  – гексозы,  $m = 7$  – гептозы,  $m = 8$  – октозы,  $m = 9$  – нонозы и т. д.

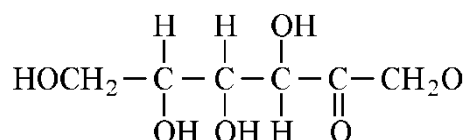
Важнейшими моносахаридами являются D-глюкоза (плазма крови, соки растений) и D-фруктоза (мёд, плоды).

При растворении в воде D-глюкоза образует 4 циклические формы, находящиеся в таутомерном равновесии, что сопровождается изменением оптического вращения или мутаротацией. Более устойчивыми являются 6-членные пиранозные циклы, имеющие конформацию «кресла».

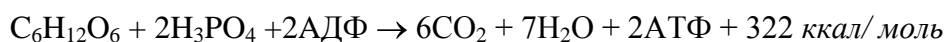


Таутомерные формы глюкозы

Линейная формула D-фруктозы имеет вид:



Важнейшими свойствами глюкозы и фруктозы являются их способность окисляться в митохондриях:

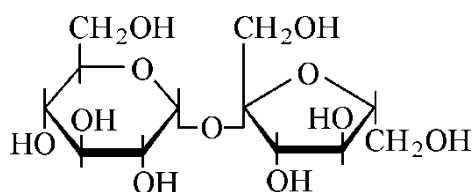


и подвергаться гликолизу:



Второй процесс энергетически значительно менее выгоден, и он идет в анаэробных условиях, например, при усиленной работе скелетных мышц. Образующаяся молочная кислота раздражает химические рецепторы и вызывает ощущение боли в мышцах.

**Олигосахариды** – это сахара, построенные из 2-20 моносахаридов. Различают дисахарды (диозы), трисахариды (триозы), тетрасахариды (тетрозы) и т.д. Наибольшее значение имеет дисахарид сахароза, образующийся при биосинтезе из глюкозы и фруктозы.

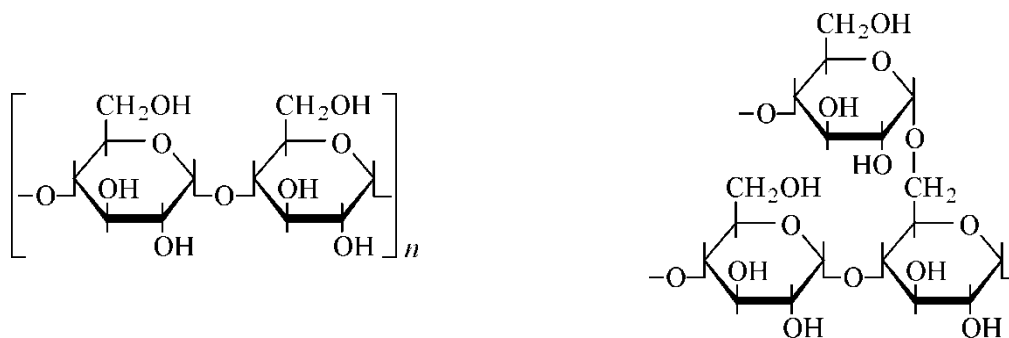


D-сахароза

Сахароза легко гидролизуется при действии кислот на D-сахарозу и D-фруктозу (HCl в желудочном соке), поэтому она служит легко мобилизуемым источником питания.

Из трисахаридов можно упомянуть лактозу (молочный сахар), которая содержит наряду с остатком D-глюкозы (в фуранозной форме) ещё два различных моносахаридных остатка.

**Полисахариды.** Потребности организма в углеводах покрываются главным образом крахмалом, который представляет собой смесь амилозы и амилопектина – линейного и разветвлённого полисахаридов.

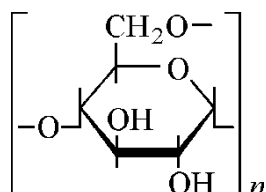


D – амилоза,  $M = (150-500) \cdot 10^3$  г/моль

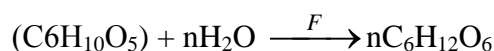
D - амилопектин (фрагмент),  
 $M = 10^6 - 10^9$  г/моль

При ферментативном гидролизе крахмала в конечном итоге можно получить глюкозу.

«Животный крахмал» – это гликоген, т. е. «рождающий сахар», имеет брутто-формулу  $(C_6H_{10}O_5)_n$  и представляет собой разветвлённый полисахарид, состоящий из  $\alpha$ -D-глюкопиранозных остатков:



Гликоген легко подвергается ферментативному гидролизу (гликогенолизу) с образованием легко усвояемой глюкозы :



Гликоген содержится во всех тканях организма в качестве резервного источника питания. Особенно много его в печени (2-6 мас %) и в мышцах (до 2 %). Он находится в виде частиц диаметром 100-200 нм (« $\alpha$ -частицы») собранных из более мелких частиц диаметром 30-40 нм (« $\beta$ -частицы»). Встречаются и « $\gamma$ -частицы» диаметром 3-20 нм.

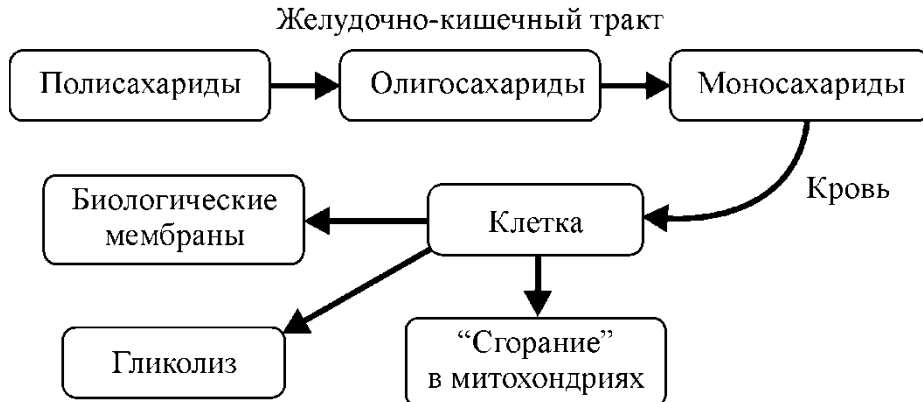


Рис. 10. Схема диссимиляции и ассимиляции углеводов в организме

Основная часть углеводов расходуется на поддержание энергетики организма в качестве наиболее легко усвояемого продукта. Другой путь – это «встраивание» гликопротеинов и гликолипидов в биологические мембраны (БМ) клеток и внутренних органелл.

## 12.2. Превращение углеводов в организме

Углеводы составляют основную часть кормов сельскохозяйственных животных. В растительных кормах содержатся моносахариды — глюкоза, фруктоза, маннраза,



галактоза; дисахариды — мальтоза, сахароза, лактоза; трисахариды — раффиноза и полисахариды — крахмал, клетчатка, пентозаны, гемицеллюлоза и др.

В пищеварительном тракте животных дисахариды и полисахариды под действием ферментов, содержащихся в пищеварительных соках, расщепляются до простых Сахаров и в этом Состоянии всасываются в кровь.

Клетчатка кормов разрушается ферментами микроорганизмов. У жвачных моносахариды в преджелудках и толстом отделе кишечника в значительной части сбраживаются и всасываются в кровь, в основном, в виде летучих жирных кислот. Из моносахаридов (а у жвачных и из некоторых летучих жирных кислот) в органах и тканях животных (печень, мышцы и др.) образуется запасный полисахарид — гликоген.

Глюкоза крови представляет собою важнейшее энергетическое вещество. Она легче многих других веществ вовлекается в обмен веществ и быстрее других соединений подвергается разрушению до конечных продуктов  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ , освобождая при этом энергию, необходимую животному для осуществления жизненных функций.

Происхождение глюкозы крови двойное. Одна ее часть появляется в крови в результате распада гликогена печени, другая — в результате всасывания из пищеварительного тракта. Как уже отмечалось, у жвачных этой формы глюкозы в кровь поступает мало. Углеводы, поступающие из кишечника, идут; главным образом, на синтез запасных полисахаридов организма, а моносахариды, образующиеся в результате разложения гликогена, в основном используются на энергетические нужды организма.

Превращения углеводов в организме животных связаны с обменом белков. Есть основания полагать, что белки органов и тканей, непрерывно обновляясь, вовлекают в эти процессы углеводы. Белки тканей способны присоединять углеводы и образовывать с ними разнообразные протидоглюцидные биоконплексы.

В последнее время изучены комплексы белков мышц с гликогеном, белков ЦНС с глюкозой, казеина с моносахаридами и т. д. Большая часть углеводов крови связывается с  $\alpha$ - и  $\beta$ -глобулинами и меньшая с  $\gamma$ -глобулинами и альбуминами (Нильсен, Оберг, 1956).

Значение всех этих комплексов в обмене веществ выяснено еще недостаточно.

Моносахариды, главным образом глюкоза, появляющаяся в момент распада гликогена и его комплексов с белками, легко атакуются ферментами, вовлекаются в процессы синтеза углеводов и жиров и окисления их до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ . Этот последний процесс, сопровождающийся освобождением энергии, имеет большое значение в жизни животных.

### **Вопросы для самоконтроля**

1. Общая характеристика
2. Классификация углеводов
3. Превращение углеводов в организме
4. Происхождение глюкозы крови
5. Значение белковых комплексов в обмене веществ

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

### О с н о в н а я

1. *Березов, Т. Т.* Биологическая химия : учебник / Т. Т. Березов, Б. Ф. Коровкин. - 3-е изд., перераб. и доп. - М. : Медицина, 2012. - 704 с. ISBN 978-5-2251-0013-1.
2. *Горбатова, К.К.*, Биохимия молока и молочных продуктов [Текст]: учебник / К. К. Горбатова. - 4-е изд., перераб. и доп. - СПб. : ГИОРД, 2010. - 336 с. : ил. - ISBN 978-5-98879-112-6
3. *Григорьев, В. С.*, Лекции по биохимии с основами физической и коллоидной химии: Учеб. пособие [Текст] : учебное пособие / В.С. Григорьев. - Самара : СГСХА, 2003. - 437 с.
4. *Данилова, Н. С.*, Физико-химические и биохимические основы производства мяса и мясных продуктов : учебное пособие / Н. С. Данилова. - М. : Колос С, 2008. - 280 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-9532-0513-9
5. *Пустовалова, Л. М.*, Основы биохимии для медицинских колледжей [Текст] : учебное пособие / Л. М. Пустовалова. - Ростов н/Д. : Феникс, 2003. - 448 с. - (Серия "Медицина для вас"). - ISBN 5-222-03395-3

### Д о п о л н и т е л ь н а я

1. *Ленинджер, А.*, Основы биохимии. М.: Мир. – 1985.–В 3-х том.-1050 с.
2. *Тюкавкина, Н.А.*, Биоорганическая химия./ Бауков Ю.И. – М.: Медицина – 1991. 528 с. ISBN 5-7107-8994-1
3. *Блинов, В.А.*, Основы клинической биохимии человека и животных./ Калюжный И.И. – Саратов: ПКИ. – 1996. – 246 с. ISBN 5-7633-0783-6
4. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. Методические указания. В 2-х частях. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
5. *Гидранович, В.И.* Биохимия. Минск: ТетраСистемс, – 2012. – 528 с. ISBN 978-985-536-244-0
6. *Блинов, В.А.*, Биологическая химия (курс лекций)/ В.А. Блинов, И.А. Сазонова; ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов: «Экспресс-тиражирование», 2007. – 398 с
7. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной. Методические указания. В 2-х частях./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
8. *Серянов Ю.В.* Краткий курс биохимии. Учебное пособие для студентов биомедицинских специальностей и аспирантов./ Фоменко Л.А., – Саратов: «СГТУ» - 2007. – 150 с.
9. базы данных, информационно-справочные и поисковые системы, Агропоиск, полнотекстовая база данных иностранных журналов Doal, поисковые системы Rambler, Yandex, Google.

## ОБМЕН УГЛЕВОДОВ. ХИМИЯ ПРОЦЕССОВ БРОЖЕНИЯ

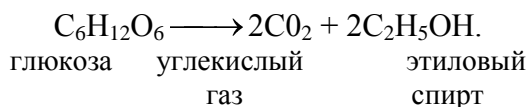
### 13.1. Процессы брожения

Изучение химических превращений углеводов в организме животных было осуществлено на основе данных о химизме брожения.

Брожение углеводов известно человеку с глубокой древности. Однако всего лишь сто лет назад выдающийся французский ученый Луи Пастер показал, что этот широко распространенный в природе процесс вызывается живыми дрожжевыми клетками.

Большую роль в изучении брожения сыграли работы А. Н. Лебедева по получению из дрожжей бесклеточных ферментных экстрактов.

При разложении углеводов под воздействием дрожжей или бесклеточных экстрактов образуется углекислый газ и этиловый спирт, почему такое разложение получило название спиртового брожения:

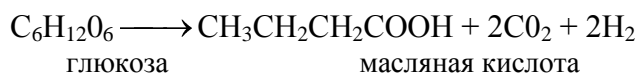


Спиртовое брожение лежит в основе многих природных процессов и используется человеком при получении вина, пива, спирта и в хлебопечении. Биологический смысл брожения заключается в освобождении энергии, которая была затрачена в растении на синтез глюкозы. Она используется затем дрожжевыми клетками для процессов их жизнедеятельности. В связи с тем, что распад моносахаридов не доходит до максимально окисленных продуктов  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ , освобождение энергии при брожении бывает значительно менее полным, чем при окислении. Так, было установлено, что при спиртовом брожении глюкозы выделяется всего лишь 1/20 часть энергии, возникающей при ее сжигании и при окислительном распаде в тканях высших животных.

Кроме спиртового, известны и другие виды брожения. Так, были найдены микроорганизмы, вызывающие распад моносахаридов до молочной кислоты:



Изучены микроорганизмы, вызывающие маслянокислое брожение:



Особенно тщательно изучался химизм алкогольного брожения, протекающего под действием бесклеточных дрожжевых экстрактов.

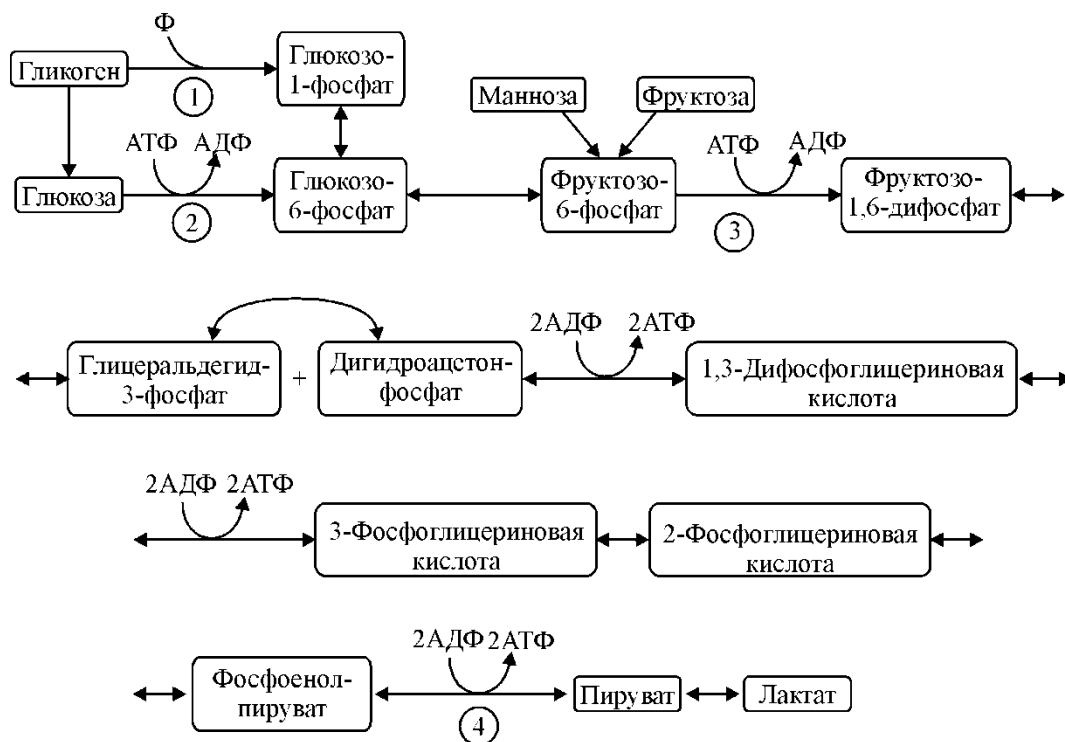
Первые капитальные работы по химии брожения принадлежат Л. А. Иванову, А. Гардену, В. Ионгу. Иванов установил впервые, что для осуществления алкогольного брожения необходимо присутствие фосфатов, так как в начале этого процесса происходит образование гексозофосфорного эфира. Он выделил это вещество в чистом виде и установил его природу. Фосфорилирование гексоз является необходимым условием для действия ферментов брожения.

В 1905 г. Гарден и Ионг, работая независимо от Иванова, также показали, что добавление в бродящую систему неорганического фосфата всегда вызывает увеличение скорости бродильного процесса при наличии избытка глюкозы. Добавленный фосфат через некоторое время исчезает, и тогда процесс брожения заметно ослабляется. Повторная добавка фосфата снова ускоряет брожение на некоторый период времени. Отсюда был сделан вывод, что фосфорная кислота тратится при брожении и стимулирует его.

Позднее было установлено, что добавленный фосфат идет на образование сложных эфиров с моносахаридами — гексозо-фосфатов. Последовательно удалось выделить гексозомонофос-фаты и гексозодифосфат как промежуточные продукты брожения.

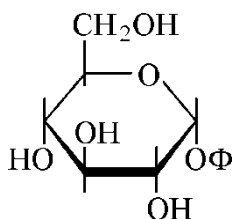
### 13.2. Анаэробная фаза распада углеводов. Гликолиз

Это негидролитическое расщепление углеводов в цитоплазме при анаэробных условиях с образованием молочной кислоты и АТФ. Гликолиз состоит из последовательности ферментативных реакции, перемежающихся с равновесными:



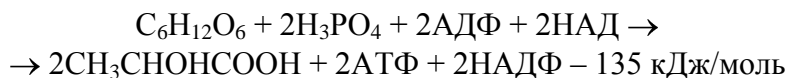
Расшифровка обозначений:

1 Глюкозо-1-фосфат



2	Глюкоза	
	F <sub>1</sub>	гликоген-фосфорилаза
3	Глюкозо-6-фосфат	
	F <sub>2</sub>	Гексокиназа
4	Фруктоза	
5	Фруктозо-6-фосфат	
	F <sub>3</sub>	Фосфофруктокиназа
6	Фруктозо-1,6-дифосфат	
7	Глицеральдегид-3-фосфат	$\text{ФОСН}_2\text{—СНОН—НСО}$
8	Дигидроацетонфосфат	$\text{ФОСН}_2\text{—}\overset{\text{O}}{\parallel}\text{C—СН}_2\text{ОН}$
9	1,3- Дифосфоглицериновая кислота	$\text{ФО—}\overset{\text{O}}{\parallel}\text{C—СНОН—СН}_2\text{ОФ}$
10	3-Фосфоглицериновая кислота	$\text{НООС—СНОН—СН}_2\text{ОФ}$
11	2-Фосфоглицериновая кислота	$\text{НООС—СНОФ—СН}_2\text{ОН}$
12	Фосфоенолпируват	$\text{^-\text{OOC—COФ = СН}_2}$
	F <sub>4</sub>	Пируваткиназа
13	Пируват	$\text{^-\text{OOC—}\overset{\text{O}}{\parallel}\text{C—СН}_3}$
14	Лактат	$\text{^-\text{OOC—СНОН—СН}_3}$

Суммарная реакция:



$\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$  – глюкоза

$\text{СН}_3\text{СНОНСООН}$  – молочная кислота

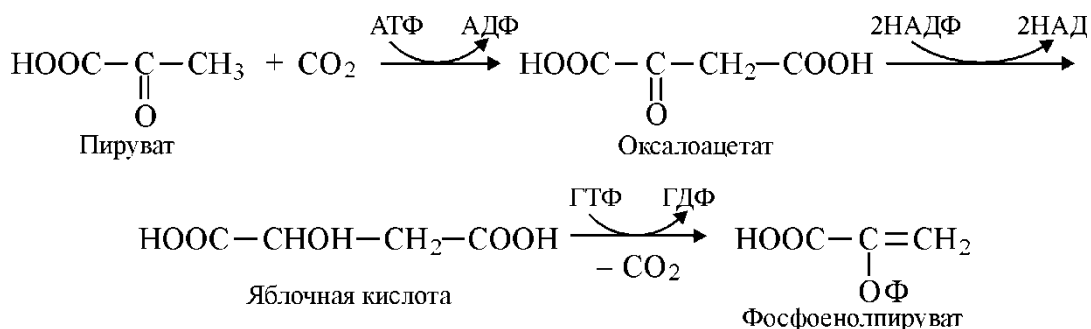
Гликолиз подавляется дыханием в присутствии  $\text{O}_2$  (эффект Пастера), на в некоторых тканях (эмбрионы и опухолевых), наоборот, гликолиз подавляет дыхание (эффект Крабтри).

$\text{O}_2$ -дыхание в митохондриях намного более выгодный процесс по сравнению с гликолизом – он даёт на окисление 1 молекулы глюкозы 38 молекул АТФ, эквивалентных 1167 кДж – 279 ккал/моль.

Гликолиз возник как способ аккумуляции АТФ в первоначальной бескислородной восстановительной атмосфере Земли. Через пируват гликолиз связан с ЦТК, а также гликолиз имеет общее вещества с ПФЦ – это глюкозо-6-фосфат, фруктозо-6-фосфат, глицеральдегид-3-фосфат, дигидроацетонфосфат, фруктозо-1,6-дифосфат.

### 13.3. Глюконеогенез

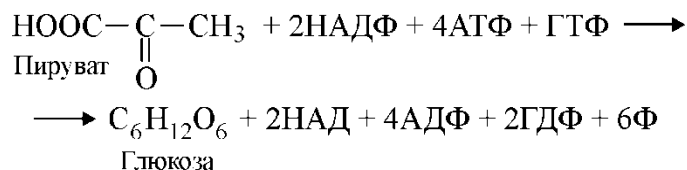
Это ферментативный синтез моносахаридов (гл. обр. глюкозы) из не- углеводных веществ, локализованный в митохондриях. Он протекает по механизму, в целом, обратному гликолизу, однако из-за малой степени обратимости некоторых реакций они реализуются по более сложным путям. Например, превращение пировиноградной кислоты (пируват) в фосфоенолпировиноградную кислоту (фосфоенолпируват) идёт через стадии образования щавелеуксусной кислоты (оксалоацетата) и яблочной кислоты:



Первым ключевым ферментом глюконеогенеза является  $F_1$  = Пируваткарбоксилаза + Ацетил-КоА, катализирующая превращение пирувата в оксалоацетат, а вторым –  $F_2$  = фруктозо-бис-фосфатаза +АТФ, V катализирующая гидролитическое превращение фруктозе-1,6-дифосфата в глюкозо-6-фосфат (гл. образом) и фруктозо-6-фосфат (в меньшей мере).

Регуляция синтеза и активности этих ферментов является гормональной.

### Суммарная реакция



Глюкоза-6-фосфат расходуется, главным образом, на образование гликогена в мышцах - депо быстро вовлекаемого в энергетический оборот субстрата.

Глюкогенез через пируват, оксалоацетат и фосфоенолпируват связан с ЦТК, а через фруктозо-1,6-дифосфат, фруктозо-6-фосфат и глюкозо-6-фосфат –с ПФЦ.

### Вопросы для самоконтроля

1. Процессы брожения в природе
2. Спиртовое брожение
3. Другие виды брожения
4. Значение гликолиза
5. Глюкогенез

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### Основная

1. *Березов, Т. Т.* Биологическая химия : учебник / Т. Т. Березов, Б. Ф. Коровкин. - 3-е изд., перераб. и доп. - М. : Медицина, 2012. - 704 с. ISBN 978-5-2251-0013-1.
2. *Горбатова, К.К.*, Биохимия молока и молочных продуктов [Текст]: учебник / К. К. Горбатова. - 4-е изд., перераб. и доп. - СПб. : ГИОРД, 2010. - 336 с. : ил. - ISBN 978-5-98879-112-6
3. *Григорьев, В. С.*, Лекции по биохимии с основами физической и коллоидной химии: Учеб. пособие [Текст] : учебное пособие / В.С. Григорьев. - Самара : СГСХА, 2003. - 437 с.
4. *Данилова, Н. С.*, Физико-химические и биохимические основы производства мяса и мясных продуктов : учебное пособие / Н. С. Данилова. - М. : Колос С, 2008. - 280 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-9532-0513-9
5. *Пустовалова, Л. М.*, Основы биохимии для медицинских колледжей [Текст] : учебное пособие / Л. М. Пустовалова. - Ростов н/Д. : Феникс, 2003. - 448 с. - (Серия "Медицина для вас"). - ISBN 5-222-03395-3

#### Дополнительная

1. *Ленинджер, А.*, Основы биохимии. М.: Мир. – 1985.–В 3-х том.-1050 с.
2. *Тюкавкина, Н.А.*, Биоорганическая химия./ Бауков Ю.И. – М.: Медицина – 1991. 528 с. ISBN 5-7107-8994-1
3. *Блинов, В.А.*, Основы клинической биохимии человека и животных./ Калюжный И.И. – Саратов: ПКИ. – 1996. – 246 с. ISBN 5-7633-0783-6

4. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. Методические указания. В 2-х частях. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
5. *Гидранович, В.И.* Биохимия. Минск: ТетраСистемс, – 2012. – 528 с. ISBN 978-985-536-244-0
6. *Блинов, В.А.*, Биологическая химия (курс лекций)/ В.А. Блинов, И.А. Сазонова; ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов: «Экспресс-тиражирование», 2007. – 398 с
7. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной. Методические указания. В 2-х частях./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
8. *Серянов Ю.В.* Краткий курс биохимии. Учебное пособие для студентов биомедицинских специальностей и аспирантов./ Фоменко Л.А., – Саратов: «СГТУ» - 2007. – 150 с.
9. Базы данных, информационно-справочные и поисковые системы, Агропоиск, полнотекстовая база данных иностранных журналов Doal, поисковые системы Rambler, Yandex, Google.



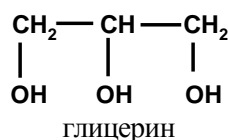
## ОБМЕН ЛИПИДОВ ХАРАКТЕРИСТИКА И КЛАССИФИКАЦИЯ

### 14.1. Общая характеристика и классификация липидов

Липиды – большой класс соединений, которые наряду с углеводами и белками, являются основными мажорными компонентами пищи. Они могут быть классифицированы следующим образом: простые и сложные липиды. Простые липиды, в свою очередь, подразделяются на триацилглицерины (жиры) и воски. В состав сложных липидов входят: фосфолипиды, гликолипиды и стероиды. Фосфолипиды разделяются на сфинголипиды и глицерофосфолипиды; последние состоят из 5 групп: фосфатидилхолины, фосфатидилэтаноламины, фосфатидилсерины, фосфатидилинозиты и ацетальфосфатиды (плазмалогены). Гликолипиды делят на 3 группы: цереброзиды, сульфатиды и ганглиозиды. К стероидам относят холестерин, желчные кислоты, стероидные гормоны и др.

#### 14.1.1. Простые липиды. Строение. Представители. Значение.

Триацилглицерины (триглицериды, ТГ) – это сложные эфиры глицерина и различных жирных кислот. Глицерин – постоянная составная часть жиров. Он является производным пропана и открыт в 1779г Шееле. Глицерин – густая, сиропообразная бесцветная жидкость, легко растворяется в воде и спирте, смешиваясь с ними в любых соотношениях. Нерастворим в эфире и хлороформе. Глицерин получается при омылении жиров и брожении сахаристых веществ. Каждая из гидроксильных групп глицерина способна соединяться с остатками жирных кислот.



В настоящее время из различных клеток и тканей выделено свыше 70 жирных кислот, большинство из них содержит четное число атомов углерода и неразветвленную углеродную цепь. В общем виде строение некоторых из этих жирных кислот следующее:

- пальмитиновая кислота – C<sub>15</sub>H<sub>31</sub>COOH, 16 : 0
- стеариновая кислота – C<sub>17</sub>H<sub>35</sub>COOH, 18 : 0
- олеиновая кислота – C<sub>17</sub>H<sub>33</sub>COOH, 18 : 1 (9)
- линолевая кислота – C<sub>17</sub>H<sub>31</sub>COOH, 18 : 2 (9, 12)
- α-линоленовая кислота – C<sub>17</sub>H<sub>29</sub>COOH, 18 : 3 (9, 12, 15)
- арахидоновая кислота – C<sub>19</sub>H<sub>31</sub>COOH, 20: 4 (5, 8, 11, 14 ),

где цифры до двоеточия показывают число углеродных атомов, после двоеточия – число двойных связей. Цифры в скобках – положение двойной связи, считая от карбоксила.

Жирные кислоты являются биполярными соединениями – одна их часть (-COOH) растворима в воде, а другая (CH<sub>3</sub>-(CH<sub>2</sub>)<sub>n</sub>-) – в органических растворителях. Это придает им поверхностно активные свойства. Благодаря этому жирные кислоты, особенно их натриевые или калиевые соли, образуют в воде мицеллы, которые стабилизируются за счет гидрофобных взаимодействий.

Любые растения и животные организмы содержат липиды. В растениях содержание

жира колеблется от 0,3 до 45%, в зернах ореха его до 65%, тогда как в картофеле, фруктах, листьях и стеблях жира всего 0,1-0,7%. Организм людей способен синтезировать жиры из углеводов и белков. В среднем в организме человека находится 4-10% жира. Жир содержится во всех клетках, тканях и органах, однако в некоторых местах он может откладываться в особенно больших количествах, образуя жировые депо: сальник, околопочечная жировая клетчатка, подкожная жировая клетчатка.

Значение триглицеридов в организме состоит в том, что они являются структурными компонентами клеток и субклеточных структур. Обладая высокой энергетической эффективностью, ТГ служат депо энергии. Показано, что сердечная мышца, в отличие от мозга, утилизирует для своих энергетических нужд не только глюкозу, но и жирные кислоты. Триглицериды способствуют всасыванию жирорастворимых витаминов. Жиры выполняют защитную роль, покрывая ряд органов (почки) и образуя подкожножировую прослойку, которая предохраняет тело от толчков, ударов и охлаждения. Особое значение имеют жиры в качестве источника энергии. Организм, в отличие от углеводов, способен запасать значительные количества липидов. Это связано с тем, что триацилглицерины депонируются в практически безводной форме, тогда как гликоген сильно гидратирован и в больших количествах концентрироваться не может.

Воски – сложные эфиры высших жирных кислот и высших одноатомных и многоатомных спиртов. Это твердые вещества, обладающие водоотталкивающими свойствами, размягчаются при незначительном нагревании. У человека и животных воски входят в состав липидов лимфатических узлов, селезенки, мозга, запасных жиров.

#### **14.1.2. Сложные липиды. Строение. Представители. Значение.**

Фосфолипиды состоят из глицерина, двух молекул жирных кислот, фосфорной кислоты и азотистого основания. Они находятся во всех органах и тканях. Вместе с холестерином и цереброзидами фосфолипиды составляют до 50% от сухого веса мозга и нервной ткани; много их в сердце и печени.

Фосфолипиды направляют синтез ряда соединений, регулируют процессы регенерации, способствуют высвобождению биологически активных веществ, стабилизируют коллоидные растворы холестерина.

Лизолецитины, получающиеся при отщеплении ненасыщенной жирной кислоты из молекул фосфатидилхолина, этаноламина или серина, контролируют высвобождение катехоламинов из мозгового слоя надпочечников.

В больших количествах лизоформы обладают гемолитическим действием и образуются в организме при укусе змей, скорпионов, пчел. Считают, что инозитфосфатиды стимулируют синтез некоторых витаминов, а также усиливают перистальтику кишечника.

Сложными представителями липидов являются сфингофосфатиды (сфингомиелины). Эти соединения также являются сложными эфирами и при гидролизе их образуются холин, фосфорная и жирные кислоты, а также аминспирт сфингозин. Последний способен тормозить превращение протромбина в тромбин.

Типичными липоидами или сложными липидами являются цереброзиды. Особенно в большом количестве они содержатся в мозговой ткани, в среднем 6,4% сухого веса, меньше – в других органах и тканях.

Цереброзиды – предшественники сульфатидов, для которых характерно наличие метаболически связанной серы. Так, цереброзидсульфат связывает ионы калия, некоторые биологически активные амины: норадреналин, гистамин, серотонин, ацетилхолин и др. и, вероятно, участвуют в переносе их в клетку.

Сложными гликолипидами, содержащимися, главным образом, в ганглиозных клетках нервной ткани являются ганглиозиды. Они обнаружены также в сыворотке крови, эритроцитах, печени, селезенке и других органах и тканях. Причем, ганглиозиды в основном локализованы в плазматических мембранах. Молекула ганглиозида содержит остатки жирных кислот, у животных в 80-90% это стеариновая кислота, аминокспирт сфингозин, глюкозу, галактозу, гексозамины, сиаловые кислоты. Биологическая роль ганглиозидов состоит в том, что они необходимы для осуществления межклеточных контактов, являются рецепторами для ряда токсинов, аминов.

### Вопросы для самоконтроля

1. Общая характеристика и классификация липидов
2. Простые липиды, строение.
3. Представители, значение простых липидов
4. Сложные липиды, строение.
5. Представители, значение сложных липидов

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### Основная

1. *Березов, Т. Т.* Биологическая химия : учебник / Т. Т. Березов, Б. Ф. Коровкин. - 3-е изд., перераб. и доп. - М. : Медицина, 2012. - 704 с. ISBN 978-5-2251-0013-1.
2. *Горбатова, К.К.*, Биохимия молока и молочных продуктов [Текст]: учебник / К. К. Горбатова. - 4-е изд., перераб. и доп. - СПб. : ГИОРД, 2010. - 336 с. : ил. - ISBN 978-5-98879-112-6
3. *Григорьев, В. С.*, Лекции по биохимии с основами физической и коллоидной химии: Учеб. пособие [Текст] : учебное пособие / В.С. Григорьев. - Самара : СГСХА, 2003. - 437 с.
4. *Данилова, Н. С.*, Физико-химические и биохимические основы производства мяса и мясных продуктов : учебное пособие / Н. С. Данилова. - М. : Колос С, 2008. - 280 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-9532-0513-9
5. *Пустовалова, Л. М.*, Основы биохимии для медицинских колледжей [Текст] : учебное пособие / Л. М. Пустовалова. - Ростов н/Д. : Феникс, 2003. - 448 с. - (Серия "Медицина для вас"). - ISBN 5-222-03395-3

#### Дополнительная

1. *Ленинджер, А.*, Основы биохимии. М.: Мир. – 1985.–В 3-х том.-1050 с.
2. *Тюкавкина, Н.А.*, Биоорганическая химия./ Бауков Ю.И. – М.: Медицина – 1991. 528 с. ISBN 5-7107-8994-1
3. *Блинов, В.А.*, Основы клинической биохимии человека и животных./ Калюжный И.И. – Саратов: ПКИ. – 1996. – 246 с. ISBN 5-7633-0783-6
4. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. Методические указания. В 2-х частях. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
5. *Гидранович, В.И.* Биохимия. Минск: ТетраСистемс, – 2012. – 528 с. ISBN 978-985-536-244-0
6. *Блинов, В.А.*, Биологическая химия (курс лекций)/ В.А. Блинов, И.А. Сазонова; ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов: «Экспресс-тиражирование», 2007. – 398 с

7. *Бурилина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной. Методические указания. В 2-х частях./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.

8. *Серянов Ю.В.* Краткий курс биохимии. Учебное пособие для студентов биомедицинских специальностей и аспирантов./ Фоменко Л.А., – Саратов: «СГТУ» - 2007. – 150 с.

9. базы данных, информационно-справочные и поисковые системы, Агропоиск, полнотекстовая база данных иностранных журналов Doal, поисковые системы Rambler, Yandex, Google.

## ОБМЕН ЛИПИДОВ ПРОМЕЖУТОЧНЫЙ ОБМЕН ЛИПИДОВ

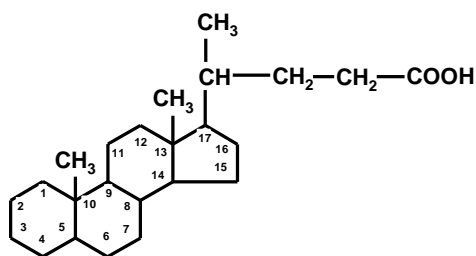
### 15.1. Переваривание и всасывание липидов. Желчные кислоты.

Большинство липидов корма усваиваются организмом только после предварительного расщепления. Под влиянием пищеварительных соков они гидролизуются до простых соединений (глицерина, ВЖК, стеринов гликолей,  $H_3PO_4$ , азотстых оснований, высших спиртов и др.), которые и всасываются слизистой оболочкой пищевого канала.

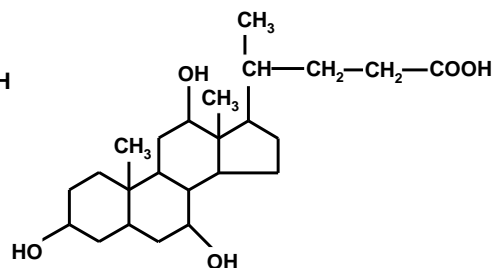
В ротовой полости корма, содержащие липиды, механически измельчаются, перемешиваются, смачиваются слюной и превращаются в пищевой ком. Измельченные кормовые массы по пищеводу поступают в желудок (у жвачных преджелудки и сычуг). Здесь они перемешиваются и пропитываются желудочным соком. В желудке кормовые массы находятся от 4 до 12 часов.

Расщепление жиров начинается в желудке, хотя интенсивность его очень мала, причем, отщепляются главным образом жирные кислоты с короткой цепью. Это связано с сильно кислой средой желудочного сока, тогда как липазы действуют в нейтральной или слабокислой среде. Кроме того, особенно эффективно липаза катализирует распад эмульгированного жира.

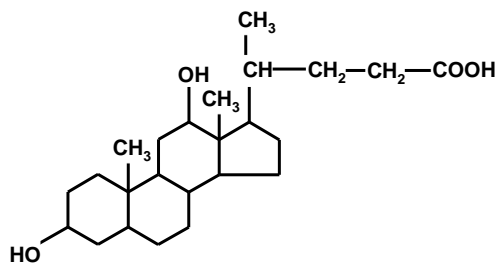
В верхних отделах кишечника расщепляется и всасывается основная часть жиров, которые сначала подвергаются эмульгированию. Для этого процесса характерно несколько механизмов. Сначала бикарбонаты кишечного и панкреатического соков нейтрализуют соляную кислоту химуса, а выделившиеся пузырьки газа хорошо перемешивают пищу. Определенная часть жира эмульгируется с помощью щелочных солей высших жирных кислот (мыла). Конечно, самым мощным эмульгатором являются соли желчных кислот. Всего в желчи найдено более 20 желчных кислот. Из них наиболее распространенными являются хенодезоксихолевая (45%), холевая (31%) и дезоксихолевая (24%) кислоты. Строение желчных кислот и их предшественника – холановой кислоты приведено ниже:



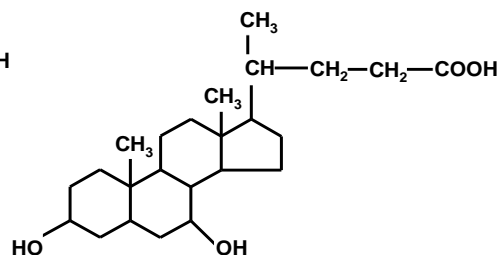
холановая кислота



холевая кислота

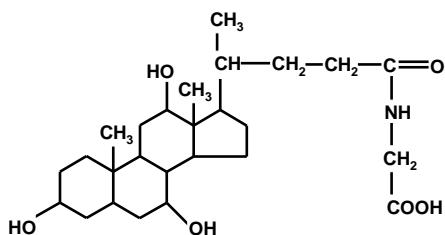


дезоксихолевая кислота

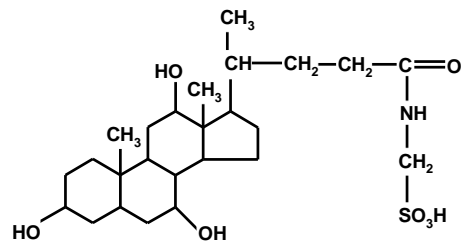


хенодезоксихолевая кислота

Поступление желчи в кишечник стимулируется гормоном холецистокинином, который синтезируется в тонком кишечнике и выделяется в кровоток в ответ на появление жира в двенадцатиперстной кишке. Признано, что желчные кислоты, адсорбируясь на каплях жира, образуют пленку, которая препятствует слиянию капель; они резко снижают поверхностное натяжение фаз вода-жир, что делает жировые капли неустойчивыми и способствует их распаду на более мелкие части; активируют липазу, гидролизующую сложноэфирную связь в триацилглицеринах; способствуют всасыванию жирных кислот. В желчи желчные кислоты находятся в конъюгированной форме, т.е. они связаны с глицином или таурином (парные желчные кислоты):



гликохолевая кислота



таурохолевая кислот

Желчные кислоты образуют с жирными кислотами, моноацилглицеринами, реже с диацилглицеринами мицеллы (холеиновые комплексы), которые проникают в клетки слизистой кишечника.

В кишечных ворсинках происходит ресинтез жира из жирных кислот и глицерина. Показано, что через 1 час после приема жира в верхушке ворсинок уже обнаруживаются жирные кислоты. К концу второго часа число жирных кислот увеличивается и появляются капельки триглицеридов. К 6 часу жирные кислоты в ворсинках уже не обнаруживаются, а клетки слизистой заполнены триглицеридами и фосфолипидами. В последующем более крупные триацилглицерины проникают в основном в лимфатическую систему, а тонко эмульгированные – в кровеносную, в соотношении 70 и 30% соответственно.

Сложные липиды, например, глицерофосфолипиды, расщепляются в кишечнике под влиянием фосфолипаз на глицерин, жирные кислоты, азотистые основания и фосфорную кислоту.

## 15.2. Биосинтез жирных кислот. Метаболизм кетонных тел

Важное назначение расщепления простых и сложных липидов состоит в том, чтобы образовались свободные жирные кислоты. Именно они используются в качестве источников энергии. Поэтому в организме, в частности в жировой ткани, имеется несколько

видов липаз, которые мобилизуют распад жира. На последних этапах этого механизма протеинкиназа фосфорилирует триглицеридлипазу, превращая ее в активную форму. Такой активированный фермент расщепляет триацилглицерины на жирную кислоту и диглицерид. Последний, затем под влиянием ди- и моноглицеридлипаз распадается на глицерин и жирные кислоты. Они поступают в русло крови, связываются с альбуминами плазмы и подвергаются β-окислению или используются для синтеза других липидов.

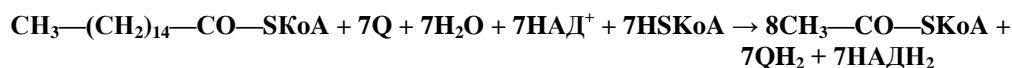
**β-Окисление.** Особенность распада жирных кислот состоит в том, что от их молекул отрывается сразу двухуглеродный остаток, который превращается в ацетил-КоА. Значит, все жирные кислоты, имеющие четное число углеродных атомов, в конечном счете, могут превратиться в несколько молекул ацетил-КоА. Это соединение окисляется затем в цикле лимонной кислоты, а его водородные атомы – в цепи переноса электронов с образованием большого количества АТФ.

Окисление жирных кислот происходит в митохондриях и складывается из 5 этапов. Сначала жирная кислота в присутствии кофермента А и АТФ активируется и связывается со специальным переносчиком – карнитином:



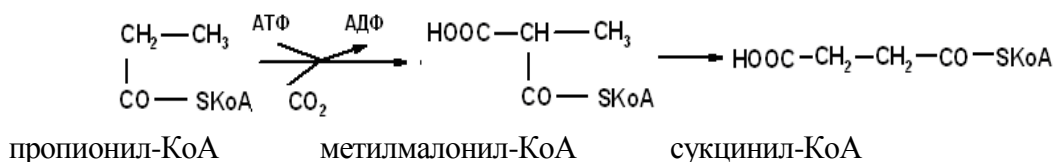
После этого наступают: первая стадия дегидрирования, стадия гидратации и вторая стадия дегидрирования. В результате этих стадий активированная жирная кислота оказывается подготовленной для действия фермента тиолазы. Под влиянием этого фермента образуется укороченный на два углеродных атома ацил-КоА и двухуглеродный остаток – ацетил-КоА

В качестве примера приведем суммарный результат окисления пальмитил-КоА:



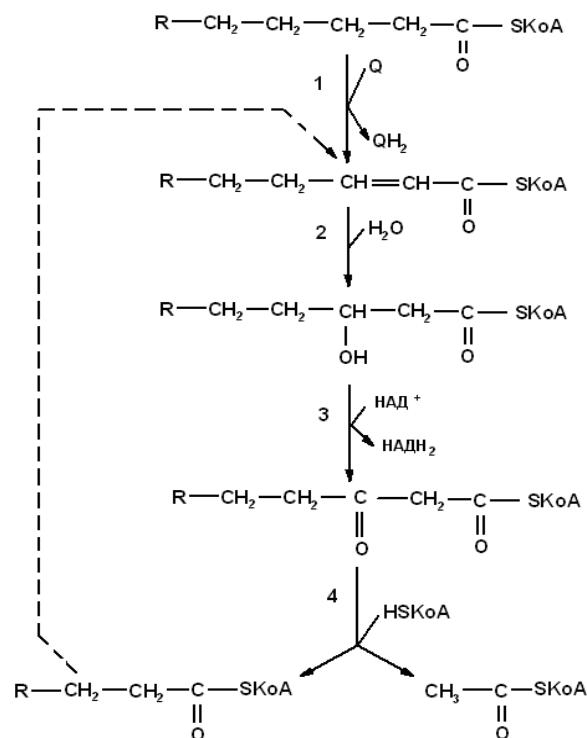
При сгорании пальмитиновой кислоты, содержащей 16 атомов углерода, образуется 130 молекул АТФ. Напомним, что при окислении одной молекулы глюкозы образуется всего 38 молекул АТФ. β-Окисление протекает во всех органах и тканях, но наиболее интенсивно в сердечной мышце и скелетных мышцах, особенно при длительной физической работе.

Аналогичным образом происходит окисление ненасыщенных жирных кислот. Правда, прежде чем вступить в процесс β-окисления, они гидролизуются и изменяют конфигурацию. При окислении же жирных кислот с нечетным числом атомов углерода, на завершающей стадии образуется трехуглеродное соединение – пропионил-КоА, который постепенно превращается в сукцинил-КоА – метаболит цикла лимонной кислоты:



Затем в процессы синтеза включается многофункциональный фермент пальмитилсинтаза. В результате ряда последовательных реакций, которые протекают на шести центрах (доменах) фермента образуется жирная кислота, в основном пальмитиновая, которая гидролитически отщепляется от пальмитилсинтазы с помощью другого фермента –

пальмитилдеацетилазы.



**Рис.10** Схема окисления жирных кислот

Удлинение пальмитиновой кислоты, т.е. образование 18, 20, 22 и 24-х углеродсодержащих жирных кислот происходит в митохондриях. Схематически биосинтез насыщенной жирной кислоты представлен на рисунке 10.

Большинство ненасыщенных жирных кислот образуется из насыщенных после их дегидрирования. Исключением из этого правила являются линолевая и линоленовая кислоты, которые являются незаменимыми и должны поступать с пищей или кормом. Значимо интенсивный биосинтез жирных кислот обнаружен в печени, жировой ткани, молочных железах. Основные этапы образования некоторых жирных кислот приведены на рисунке 12. Надо подчеркнуть, что механизм включения синтеза жирных кислот одновременно является механизмом выключения их распада.

Часть жирных кислот в печени превращается в *кетонные (ацетоновые)* тела: ацетоуксусную и β-гидрооксимасляную кислоты, из которых может образоваться ацетон. Кетонные тела – недоокисленные, промежуточные продукты распада жирных кислот и так называемых кетогенных аминокислот (лейцина, изолейцина, лизина, фенилаланина, тирозина и триптофана). Кетогенез происходит в митохондриях печени двумя путями: гидрооксиметилглутаратный цикл и деацетилазный цикл. Исходным веществом для биосинтеза кетонных тел служит ацетил-КоА. Кетонные тела являются важным источником энергии для мышц, почек, других органов, но не печени. Предполагают, что они регулируют степень мобилизации жирных кислот из жировых депо.

В норме содержание кетонов в крови составляет 2 мг/дл. Уровень их повышается при голодании, а также при сахарном диабете (до 300-400 мг/дл) и некоторых других патологических состояниях. Синтез и использование кетонных тел включает следующие реакции:



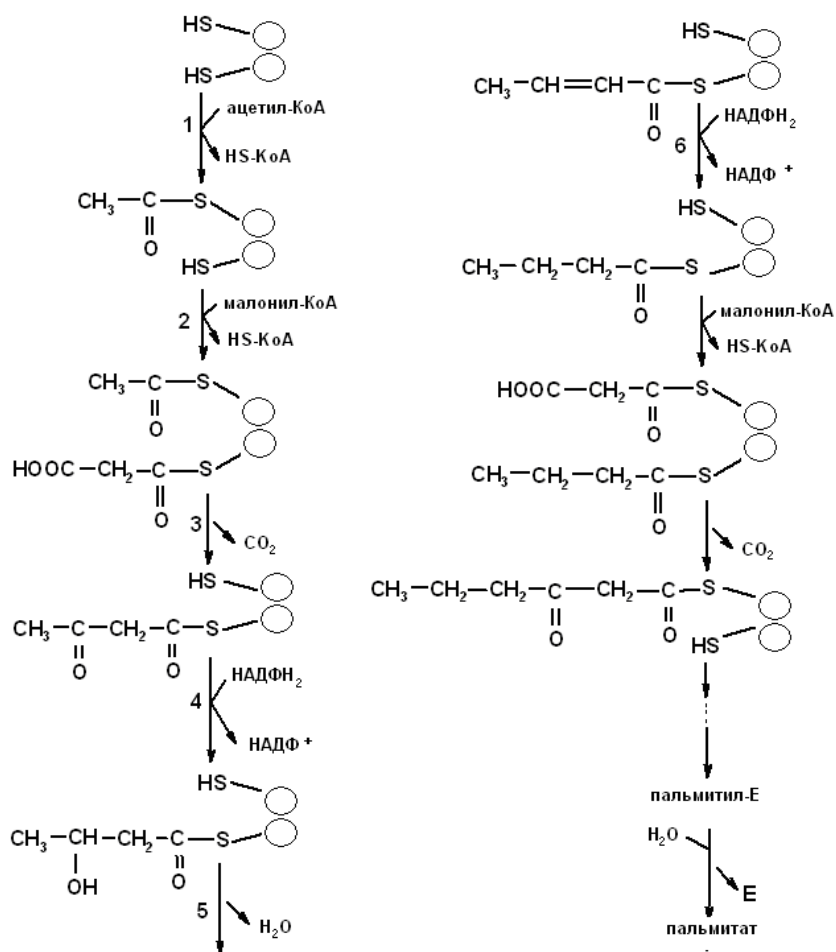


Рис. 11 Синтез пальмитиновой кислоты

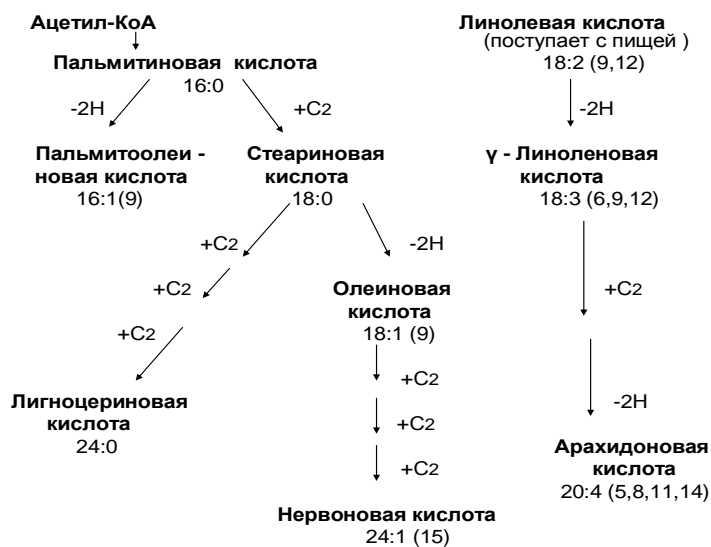
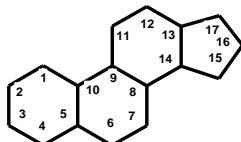


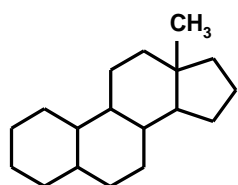
Рис. 12 Пути биосинтеза некоторых жирных кислот

### 15.3. Общая характеристика синтеза холестерина

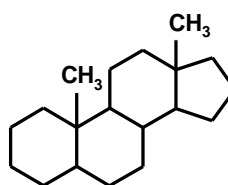
Представителями сложных липидов являются стерины. Это циклические спирты, производные циклопентанпергидрофенантрена:



циклопентанпергидрофенантрен  
(гонан)



эстран

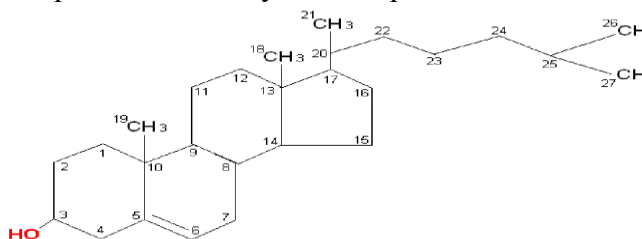


андростан

Сложные эфиры стериннов и жирных кислот иногда называют стеридами. В большинстве органов человека содержание эфиров стериннов не превышает 10%, хотя в печени их может быть до 50%. Все стерины делят на 2 группы: фитостерины (ситостерин, стигмастерин, эргостерин и др.), содержащиеся в основном в растениях, и зоостерины (бомбицестерин, стеллостерин, холестерин и др.), обнаруженные у животных. В зависимости от строения и различий по функциям стерины образуют четыре группы:

- стерины, имеющие восьмиуглеродную боковую цепь (например, холестерин);
- желчные кислоты, у которых боковая группа содержит пять углеродных атомов;
- кортикостероиды и прогестерон с двухуглеродной боковой группой;
- мужские и женские половые гормоны (андрогены и эстрогены), у которых в положении 17 боковой цепи нет.

Важнейшим представителем стериннов является холестерин (греч. *chole* - желчь, *stereos* - твердый), выделенный из желчи в 1824г. Холестерин – бесцветное, хорошо кристаллизующееся вещество. Он нерастворим в воде, легко растворим в ацетоне, спирте, эфире, растительных и животных маслах. Оптически активен, имеет температуру плавления 150°C. Холестерин имеет следующее строение:



В организме человека весом 70кг содержится, в среднем, 140г холестерина или около 0,2%. Причем, в надпочечниках его содержится 10%, в мозге и нервной ткани – 2%, печени, коже – 0,3%, в крови и эндокринных железах – 0,2% и т.д. Относительное содержание холестерина, видимо, не зависит от возраста, ибо уровень его одинаков у плода,

новорожденных и взрослых людей. В мозге и нервной ткани весь холестерин находится в свободном состоянии, в надпочечниках 80-90% холестерина связано с жирными кислотами. В печени находится 80% свободного и 20% связанного холестерина, в аорте соответственно – 60 и 40%. Травоядные животные сами синтезируют холестерин, плотоядные получают его с пищей и частично синтезируют. Основное количество холестерина синтезируется в печени из уксусной кислоты. Другие органы и ткани тоже способны к синтезу холестерина, но с гораздо меньшей интенсивностью. Так, в аорте кролика скорость превращения уксусной кислоты в холестерин в 500 раз меньше, чем в печени.

Биологическая роль холестерина обусловлена тем, что он необходимый компонент клеточных мембран, участвует в регуляции водного и ионного обмена; свободный холестерин адсорбирует воды в 500 раз больше своего веса, является диэлектриком, облегчающим проведение импульсов в нервной системе. Важнейшей функцией является способность холестерина служить в организме предшественником витаминов группы D, стероидных гормонов и желчных кислот.

#### **15.4. Биосинтез жиров**

Как известно, биосинтез триглицеридов происходит из глицерина и жирных кислот, в основном, стеариновой, пальмитиновой и олеиновой. Этот процесс протекает в несколько этапов и катализируется соответствующими ферментами: глицеринкиназой, глицеринфосфатацилтрансферазой, фосфатазой и диглицеридацилтрансферазой. Интенсивность распада липидов находится под контролирующим влиянием эндокринной системы.

Основной смысл его состоит в том, чтобы передать азотистое основание (холин, этаноламин) с цитидиндифосфата на диацилглицерин. При этом регенерирует цитидинмонофосфат и образуются соответственно фосфатидилхолин или фосфатидилэтанолламин. Последний, взаимодействуя с серином, способствует образованию фосфатидилсерина.

**Эйкозаноиды.** Важную группу липидов составляют эйкозаноиды, которым в последнее время уделяют большое внимание. Различают три группы эйкозаноидов: простагландины (ПГ), тромбоксаны и лейкотриены. ПГ впервые были обнаружены в предстательной железе баранов и других млекопитающих, отсюда и их название. Сейчас показано, что простагландины содержатся во всех органах и тканях. Известно примерно 20 таких соединений, которые отличаются своими боковыми цепями, наиболее важным предшественником их является арахидоновая кислота.

В настоящее время биологические, физиологические, метаболические, фармакологические, клинические аспекты этих гормоноподобных веществ изучены довольно подробно.

Эйкозаноиды действуют на клетки-мишени через специфические мембранные рецепторы по механизму аденилат- или гуанилатциклазной реакции. Особую роль эйкозаноиды играют в развитии воспаления. Если воспаление приобретает длительный характер или оно чрезмерно по интенсивности, то применяют ингибиторы синтеза эйкозаноидов. Например, кортизол и его синтетические аналоги через систему белков ингибируют фосфолипазу  $A_2$ , а аспирин – ацетилирует и инактивирует циклооксигеназу.

#### **Вопросы для самоконтроля**

1. Переваривание и всасывание липидов в желудочно-кишечном тракте животных.
2. Желчные кислоты.

3. Роль в переваривание липидов.
4.  $\beta$ -окисление жирных кислот и биосинтез жирных кислот.
5. Метаболизм кетоновых тел.
6. Общая характеристика синтеза холестерина.
7. Биосинтез жиров.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

### О с н о в н а я

1. *Березов, Т. Т.* Биологическая химия : учебник / Т. Т. Березов, Б. Ф. Коровкин. - 3-е изд., перераб. и доп. - М. : Медицина, 2012. - 704 с. ISBN 978-5-2251-0013-1.
2. *Горбатова, К.К.*, Биохимия молока и молочных продуктов [Текст]: учебник / К. К. Горбатова. - 4-е изд., перераб. и доп. - СПб. : ГИОРД, 2010. - 336 с. : ил. - ISBN 978-5-98879-112-6
3. *Григорьев, В. С.* , Лекции по биохимии с основами физической и коллоидной химии: Учеб. пособие [Текст] : учебное пособие / В.С. Григорьев. - Самара : СГСХА, 2003. - 437 с.
4. *Данилова, Н. С.*, Физико-химические и биохимические основы производства мяса и мясных продуктов : учебное пособие / Н. С. Данилова. - М. : Колос С, 2008. - 280 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-9532-0513-9
5. *Пустовалова, Л. М.*, Основы биохимии для медицинских колледжей [Текст] : учебное пособие / Л. М. Пустовалова. - Ростов н/Д. : Феникс, 2003. - 448 с. - (Серия "Медицина для вас"). - ISBN 5-222-03395-3

### Д о п о л н и т е л ь н а я

1. *Ленинджер, А.*, Основы биохимии. М.: Мир. – 1985.–В 3-х том.-1050 с.
2. *Тюкавкина, Н.А.*, Биоорганическая химия./ Бауков Ю.И. – М.: Медицина – 1991. 528 с. ISBN 5-7107-8994-1
3. *Блинов, В.А.*, Основы клинической биохимии человека и животных./ Калюжный И.И. – Саратов: ПКИ. – 1996. – 246 с. ISBN 5-7633-0783-6
4. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. Методические указания. В 2-х частях. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
5. *Гидранович, В.И.* Биохимия. Минск: ТетраСистемс, – 2012. – 528 с. ISBN 978-985-536-244-0
6. *Блинов, В.А.*, Биологическая химия (курс лекций)/ В.А. Блинов, И.А. Сазонова; ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов: «Экспресс-тиражирование», 2007. – 398 с
7. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной. Методические указания. В 2-х частях./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
8. *Серянов Ю.В.* Краткий курс биохимии. Учебное пособие для студентов биомедицинских специальностей и аспирантов./ Фоменко Л.А., – Саратов: «СГТУ» - 2007. – 150 с.
9. базы данных, информационно-справочные и поисковые системы, Агропоиск, полнотекстовая база данных иностранных журналов Doal, поисковые системы Rambler, Yandex, Google.

## **ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ ПИЩЕВОЙ ПРОМЫШЛЕННОСТИ**

### **16.1. История пищевой промышленности**

Пищевая промышленность в известной степени сформировалась в дореволюционной России. Из числа 13 имевшихся отраслей пищевой промышленности наибольшее развитие получили мукомольная, сахарная, маслобойная, спиртовая и ликеро-водочная промышленности. Эти отрасли были достаточно прибыльными и располагали соответствующей сырьевой базой. Сравнительно дешевое сырье, рабочая сила и удачное размещение предприятий этих отраслей обеспечили им дешевизну производимой продукции и на этой основе конкурентоспособность на внешнем рынке при отсутствии достаточного спроса на внутреннем рынке из-за низкой покупательной способности громадного большинства населения России.

Мировая и гражданская войны разрушили и пищевую промышленность. Промышленное производство пищевых продуктов сократилось в пять раз. К 1927 году пищевая промышленность восстановилась на довоенном уровне. Однако, она уже никак не удовлетворяла потребности страны.

Курс на индустриализацию, создание крупных индустриальных центров и концентрация промышленного населения объективно потребовали иную по масштабу и структуре пищевую промышленность. Актуальность этого усилилась проведенной коллективизацией сельского хозяйства с крупномасштабным аграрным производством с досель невиданным высоким уровнем товарности производимого продукта – пищевого сырья и продовольствия. В годы довоенных пятилеток была заложена основа такой пищевой промышленности по масштабу и структуре отраслей, обеспечивающая городское и все промышленное население на уровне минимальной физиологической достаточности в соответствии с весьма низкими доходами, людей.

Отечественная война 1941-1945 годов разрушила по существу основные центры пищевой промышленности, размещенные в тот период в европейской части СССР - Украине, Центре России и Северном Кавказе. В ходе войны часть оборудования пищевых отраслей удалось эвакуировать в восточные районы страны.

Этим самым была заложена основа этих отраслей пищевой промышленности в восточных районах России, Средней Азии и Казахстане.

В первой же послевоенной пятилетке в основном была восстановлена пищевая промышленность на довоенном уровне. Но этот уровень был низок. Он уже не мог удовлетворить потребности страны. Ведь преобладающая доля населения - сельские жители по-прежнему практически не потребляли продукцию пищевой индустрии. Сельское население кормилось из приусадебных участков весьма скудно. Все основные продукты питания производились в домашнем хозяйстве. Ассортимент продовольствия был узок, а его производство весьма трудоемко. Лишь дармовая рабочая сила членов сельской семьи обеспечивала пропитание на грани выживаемости.

Для дальнейшего развития страны требовался иной уровень продовольственной базы, а значит рост сельскохозяйственного производства, перерабатывающей и пищевой промышленности.

Руководство страны признало развитие агропромышленного комплекса приоритетным. Однако волюнтаристический подход к решению узловых проблем создания и развития продовольственной базы, усугубленный пороками командно-административной и жестко централизованной системы хозяйствования, помешал достижению поставленной цели. Более того, такие решения руководства страны как запрещение содержания скота в пригородах, рабочих поселках, резкое ограничение домашнего хозяйства на селе, неподготовленное освоение целинных земель в Казахстане и на Востоке за счет перемещения ресурсов центральных районов России, чрезмерная гигантомания без соответствующих технических возможностей, отрыв сырьевой базы от перерабатывающих отраслей нанесли серьезный вред на десятилетия.

Развитие всего агропромышленного комплекса, в том числе сельского хозяйства, перерабатывающей и пищевой промышленности осуществлялось преимущественно экстенсивным путем с низкой эффективностью. В результате эти отрасли оказались неконкурентоспособными на рынке.

Отрасли перерабатывающей и пищевой промышленности, равно как и складское хозяйство существенно отставали в своем развитии. Такая диспропорция вела к потере до сорока процентов выращенного сельскохозяйственного продукта. Проблема обеспечения населения страны в разнообразных продуктах питания в соответствии с научно-обоснованными физиологическими нормами питания решена не была.

Уровень среднедушевого потребления продуктов питания в России в доперестроечный период 1980 - 1991 годов представлен в таблице 13.

Таблица 13

**Потребление продуктов питания в России в доперестроечный период  
(на душу населения в год, кг.)**

	1980	1985	1990	1991
Мясо и мясопродукты (в пересчете на мясо; без субпродуктов II категории жира-сырца)	59	62	69	63
Молоко и молочные продукты (в пересчете на молоко)	328	344	386	339
Яйца, шт.	279	299	297	287
Рыба и рыбопродукты	22,5	22,5	20,3	16,0
Сахар	46,7	45,1	47,2	40,0
Растительное масло	9,1	9,8	10,2	7,8
Картофель	118	109	106	107
Овощи и бахчевые	94	98	89	86
Фрукты и ягоды (без переработки на вино)	30	40	35	30
Хлебные продукты (хлеб и макаронные изделия в пересчете на муку, мука, крупа и бобовые)	126	119	119	119

В 1991 году накануне перехода российского населения к рынку и связанного с этим либерализации цен доля обеспечения пищевыми продуктами собственного производства была на уровне 80-90 % по овощам, бахчевым, картофелю, хлебопродуктам. По таким продуктам, как сахар, мясо, масло - этот показатель был существенно ниже - 50-70 процентов, еще ниже сложился показатель фактического

душевого потребления основных продуктов питания по сравнению с необходимой, т.е. научно-обоснованной физиологической нормой.

Начиная с 1990 года по ряду объективных и субъективных причин, изложенных выше, в России начался ускоренный спад производства. По отдельным отраслям пищевой промышленности производство за 1991-2000 годы, например, снизилось на 40-50 %. Общее ухудшение социально-экономического положения страны, падение платежеспособного спроса значительной массы населения привело также к существенному снижению душевого потребления продукции пищевой промышленности. Все это еще более ухудшило положение пищевой промышленности, оказавшейся неконкурентоспособным по отношению к импортному продовольствию, дешевому, но некачественному.

В результате в отдельных регионах, скажем в Москве, Санкт-Петербурге и ряде крупных индустриальных центрах Востока доля импортного пищевого продукта в общем объеме продаж и потребления превышала долю отечественной пищевой промышленности.

Техническая база пищевой промышленности отстала от современных требований. Основные производственные средства отрасли были изношены физически более чем наполовину, а морально практически полностью. Все это остро усугублялось технологической отсталостью, финансовой неустойчивостью предприятий отрасли. В результате на рубеже веков пищевая промышленность России оказалась неспособной решить основную задачу обеспечения населения качественными продуктами питания в нужном ассортименте, качестве и по доступным ценам.

Пищевая промышленность России объективно нуждается в реконструкции на основе новейшей техники и технологии и совершенствования механизма хозяйствования, что обеспечит и высокую конкурентоспособность на внутреннем и внешнем рынке. А для этого в России имеются все экономические предпосылки.

## **16.2. Основные направления «Государственной программы развития сельского хозяйства и регулирования рынков сельскохозяйственной продукции, сырья и продовольствия на 2013-2020 годы»**

В целях комплексного решения задач развития сельского хозяйства в Российской Федерации разработана и утверждена постановлением Правительства Российской Федерации от 14.07.2012 № 717 «Государственная программы развития сельского хозяйства и регулирования рынков сельскохозяйственной продукции, сырья и продовольствия на 2013-2020 годы» (далее – Госпрограмма).

Госпрограммой предусмотрены мероприятия, направленные на государственную поддержку таких социально значимых отраслей пищевой промышленности как мукомольно-крупяная, хлебопекарная, сахарная, молочная, масложировая, плодоовощная, первичная переработка скота.

Государственная поддержка по данным направлениям осуществляется посредством предоставления субсидий по привлекаемым кредитам, а также субсидирования мероприятий региональных экономически значимых программ субъектов российской Федерации.

### **В о п р о с ы   д л я   с а м о к о н т р о л я**

1. Отрасли пищевой промышленности получившие наибольшее развитие в дореволюционной России

2. Влияние Отечественной войны 1941-1945 гг на пищевую промышленность
3. Положение пищевой промышленности с 1990 года в мировой экономике
4. Социально значимые отрасли пищевой промышленности на 2012-2020 гг

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

### О с н о в н а я

1. *Березов, Т. Т.* Биологическая химия : учебник / Т. Т. Березов, Б. Ф. Коровкин. - 3-е изд., перераб. и доп. - М. : Медицина, 2012. - 704 с. ISBN 978-5-2251-0013-1.
2. *Горбатова, К.К.*, Биохимия молока и молочных продуктов [Текст]: учебник / К. К. Горбатова. - 4-е изд., перераб. и доп. - СПб. : ГИОРД, 2010. - 336 с. : ил. - ISBN 978-5-98879-112-6
3. *Григорьев, В. С.*, Лекции по биохимии с основами физической и коллоидной химии: Учеб. пособие [Текст] : учебное пособие / В.С. Григорьев. - Самара : СГСХА, 2003. - 437 с.
4. *Данилова, Н. С.*, Физико-химические и биохимические основы производства мяса и мясных продуктов : учебное пособие / Н. С. Данилова. - М. : Колос С, 2008. - 280 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-9532-0513-9
5. *Пустовалова, Л. М.*, Основы биохимии для медицинских колледжей [Текст] : учебное пособие / Л. М. Пустовалова. - Ростов н/Д. : Феникс, 2003. - 448 с. - (Серия "Медицина для вас"). - ISBN 5-222-03395-3

### Д о п о л н и т е л ь н а я

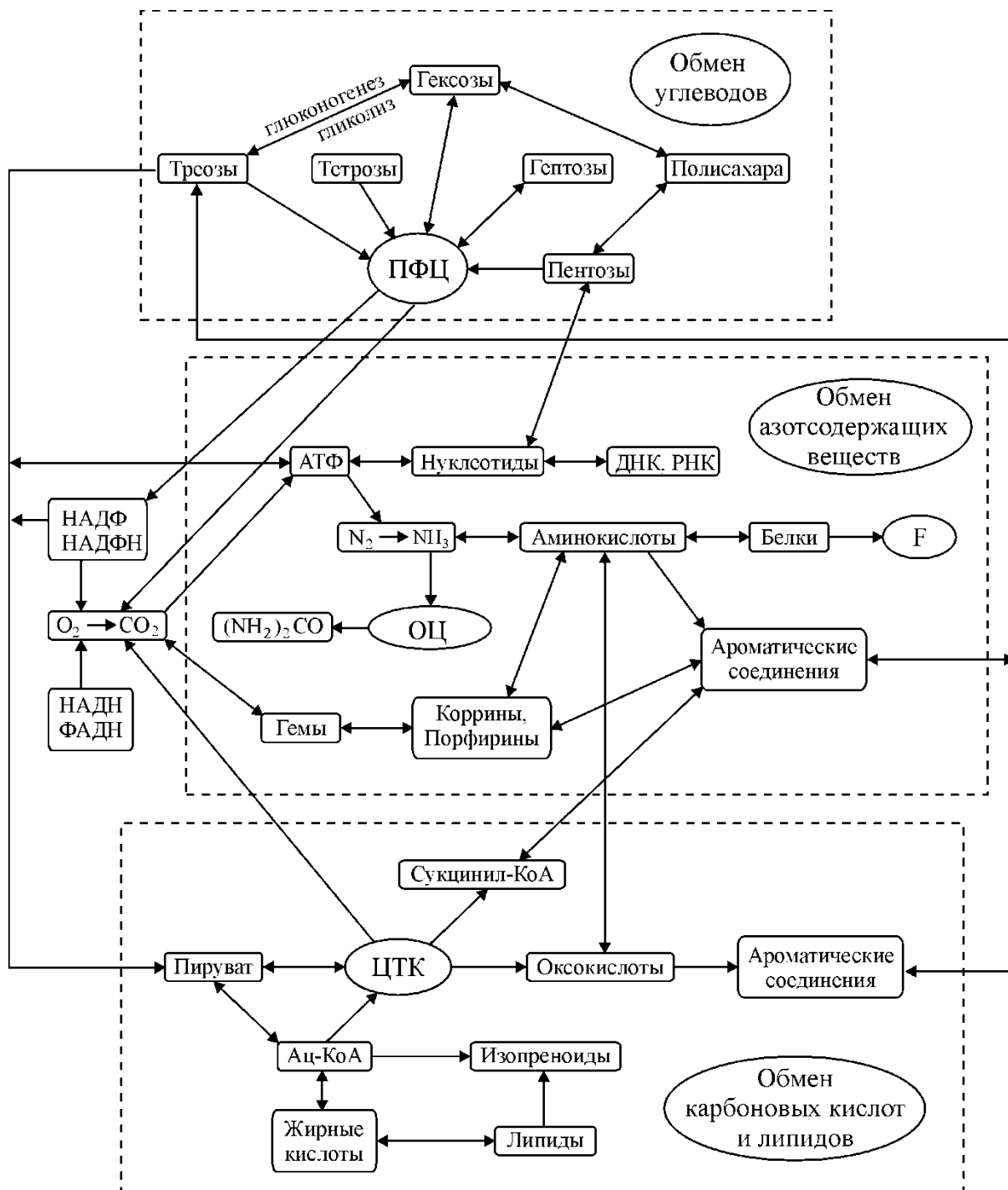
1. *Ленинджер, А.*, Основы биохимии. М.: Мир. – 1985.–В 3-х том.-1050 с.
2. *Тюкавкина, Н.А.*, Биоорганическая химия./ Бауков Ю.И. – М.: Медицина – 1991. 528 с. ISBN 5-7107-8994-1
3. *Блинов, В.А.*, Основы клинической биохимии человека и животных./ Калюжный И.И. – Саратов: ПКИ. – 1996. – 246 с. ISBN 5-7633-0783-6
4. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. Методические указания. В 2-х частях. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
5. *Гидранович, В.И.* Биохимия. Минск: ТетраСистемс, – 2012. – 528 с. ISBN 978-985-536-244-0
6. *Блинов, В.А.*, Биологическая химия (курс лекций)/ В.А. Блинов, И.А. Сазонова; ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов: «Экспресс-тиражирование», 2007. – 398 с
7. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной. Методические указания. В 2-х частях./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
8. *Серянов Ю.В.* Краткий курс биохимии. Учебное пособие для студентов биомедицинских специальностей и аспирантов./ Фоменко Л.А., – Саратов: «СГТУ» - 2007. – 150 с.
9. базы данных, информационно-справочные и поисковые системы, Агропоиск, полнотекстовая база данных иностранных журналов Doal, поисковые системы Rambler, Yandex, Google.



ПРИЛОЖЕНИЕ

Приложение 1.

Краткая схема обмена веществ



**СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ**

АТФ – аденозинтрифосфат  
ГТФ – гуанозинтрифосфат  
УТФ – уридинтрифосфат  
ЦТФ – цитидинтрифосфат  
ИТФ – инозинтрифосфат  
АДФ – аденозиндифосфат  
ГДФ – гуанозиндифосфат  
УДФ – уридиндифосфат  
ИДФ – инозиндифосфат  
ЦДФ – цитидиндифосфат  
АМФ – аденозинмонофосфат  
ГМФ – гуанозинмонофосфат  
УМФ – уридинмонофосфат  
РНК – рибонуклеиновая кислота  
ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота  
РНП – рибонуклеопротеин  
ДНП – дезоксирибонуклеопротеин  
СТГ – соматотропный гормон  
ТГТ – тиреотропный гормон  
АКТГ – адренокортикотропный гормон  
ГТГ – гонадотропный гормон  
ФСГ – фолликулостимулирующий гормон  
ЛГ – лютеинизирующий гормон  
МСГ – меланоцитстимулирующий гормон

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. *Березов, Т. Т.* Биологическая химия : учебник / Т. Т. Березов, Б. Ф. Коровкин. - 3-е изд., перераб. и доп. - М. : Медицина, 2012. - 704 с. ISBN 978-5-2251-0013-1.
2. *Горбатова, К.К.*, Биохимия молока и молочных продуктов [Текст]: учебник / К. К. Горбатова. - 4-е изд., перераб. и доп. - СПб. : ГИОРД, 2010. - 336 с. : ил. - ISBN 978-5-98879-112-6
3. *Григорьев, В. С.*, Лекции по биохимии с основами физической и коллоидной химии: Учеб. пособие [Текст] : учебное пособие / В.С. Григорьев. - Самара : СГСХА, 2003. - 437 с.
4. *Данилова, Н. С.*, Физико-химические и биохимические основы производства мяса и мясных продуктов : учебное пособие / Н. С. Данилова. - М. : Колос С, 2008. - 280 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-9532-0513-9
5. *Пустовалова, Л. М.*, Основы биохимии для медицинских колледжей [Текст] : учебное пособие / Л. М. Пустовалова. - Ростов н/Д. : Феникс, 2003. - 448 с. - (Серия "Медицина для вас"). - ISBN 5-222-03395-3
6. *Ленинджер, А.*, Основы биохимии. М.: Мир. – 1985.–В 3-х том.-1050 с.
7. *Тюкавкина, Н.А.*, Биоорганическая химия./ Бауков Ю.И. – М.: Медицина – 1991. 528 с. ISBN 5-7107-8994-1
8. *Блинов, В.А.*, Основы клинической биохимии человека и животных./ Калюжный И.И. – Саратов: ПКИ. – 1996. – 246 с. ISBN 5-7633-0783-6
9. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. Методические указания. В 2-х частях. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
10. *Гидранович, В.И.* Биохимия. Минск: ТетраСистемс, – 2012. – 528 с. ISBN 978-985-536-244-0
11. *Блинов, В.А.*, Биологическая химия (курс лекций)/ В.А. Блинов, И.А. Сазонова; ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». – Саратов: «Экспресс-тиражирование», 2007. – 398 с
12. *Буришина, С.Н.*, Биологическая химия с основами физической и коллоидной. Методические указания. В 2-х частях./ Зеленцова Е.Н., Шапулина .А., Пилипченко О.В. – Саратов, 2009. – 124 с., 88 с.
13. *Серянов Ю.В.* Краткий курс биохимии. Учебное пособие для студентов биомедицинских специальностей и аспирантов./ Фоменко Л.А., – Саратов: «СГТУ» - 2007. – 150 с.

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Введение</b> .....	3
<b>Лекция 1. Введение в биохимию</b> .....	4
1.1. Цель, задачи изучения дисциплины .....	4
1.2. Основные этапы развития биохимии .....	4
1.2.1. Классификация органических соединений.....	5
1.2.2. Понятие о функциональных группах .....	5
1.3. Основные классы органических соединений входящих в состав живых организмов .....	6
1.4. Общая характеристика и биологическое значение белков.....	8
1.4.1. Биологическая роль аминокислот .....	9
Вопросы для самоконтроля .....	9
Список литературы.....	9
<b>Лекция 2. Белки</b> .....	11
2.1. Особенности строения белков.....	11
2.1.1. Функциональные группы аминокислот .....	11
2.1.2. Особенности строения протоиногенных аминокислот .....	12
2.2. Классификация аминокислот .....	13
2.3. Пептиды.....	15
2.3.1. Свойства пептидной связи .....	16
2.3.1. Биологическая роль пептидов .....	16
2.4. Структурная организация белков.....	17
2.4.1. Функции белков .....	18
2.4.2. Классификация белков.....	18
Вопросы для самоконтроля .....	20
Список литературы.....	20
<b>Лекция 3. Ферменты. Общая характеристика, свойства</b> .....	22
3.1. Общая характеристика ферментов.....	22
3.2. Биологическая роль кофакторов .....	22
3.3. Свойства ферментов .....	22
3.4. Определение активности фермента .....	23
3.5. Регуляция действия ферментов.....	24
3.5.1. Изоферменты .....	24
Вопросы для самоконтроля .....	24
Список литературы.....	25
<b>Лекция 4. Ферменты. Классификация, номенклатура</b> .....	26
4.1. Классификация ферментов .....	26
4.2. Механизм действия ферментов .....	27
4.3. Активные центры ферментов .....	27
Вопросы для самоконтроля .....	27
Список литературы.....	28
<b>Лекция 5. Нуклеиновые кислоты</b> .....	29
5.1. Общая характеристика нуклеиновых кислот.....	29
5.2. Правило Чаргаффа.....	32
5.3. Круговорот АТФ.....	35
Вопросы для самоконтроля .....	37
Список литературы.....	37

<b>Лекция 6. Гормоны</b> .....	39
6.1. Общая характеристика гормонов .....	39
6.2. Механизм действия гормонов .....	39
6.3. Иерархия регуляторной системы .....	39
6.4. Классификация гормонов .....	40
6.5. Гормоны гипоталамуса, гипофиза: строение, значение, регуляция .....	41
6.6. Гормоны надпочечников, поджелудочной, щитовидной и половых желез: строение, значение, регуляция .....	42
Вопросы для самоконтроля .....	45
Список литературы .....	45
<b>Лекция 7. Витамины. Классификация. Строение</b> .....	47
7.1. Общая характеристика витаминов .....	47
7.2. Классификация и номенклатура витаминов .....	48
7.3. Жирорастворимые витамины .....	48
Вопросы для самоконтроля .....	50
Список литературы .....	51
<b>Лекция 8. Витамины. Водорастворимые витамины.</b> .....	52
8.1. Витамин В <sub>1</sub> .....	52
8.2. Витамин В <sub>2</sub> .....	52
8.3. Витамин В <sub>3</sub> .....	53
8.4. Витамины РР, В <sub>5</sub> .....	53
8.5. Витамин В <sub>6</sub> .....	54
8.6. Витамин В <sub>12</sub> .....	55
8.7. Витамин В <sub>С</sub> .....	55
8.8. Витамин С .....	56
8.9. Витамин Н .....	56
8.10. Витаминоподобные соединения .....	57
Вопросы для самоконтроля .....	58
Список литературы .....	58
<b>Лекция 9. Общая характеристика обмена веществ и энергии</b> .....	60
9.1. Общая характеристика энергетического обмена .....	60
9.1.1. Цикл трикарбоновых кислот .....	60
9.1.2. Пентозофосфатный цикл .....	62
9.2. Дыхательная цепь митохондрий .....	64
9.3. Биологическое значение обмена .....	65
Вопросы для самоконтроля .....	67
Список литературы .....	67
<b>Лекция 10. Обмен белков. Общая характеристика.</b> .....	68
10.1. Обмен веществ его значение .....	68
10.2. Азотистый баланс. Биологическая ценность белков .....	69
10.3. Переваривание белков .....	69
Вопросы для самоконтроля .....	70
Список литературы .....	71
<b>Лекция 11. Обмен белков. Промежуточный обмен аминокислот</b> .....	72
11.1. Промежуточный обмен аминокислот .....	72
11.2. Пути утилизации аммиака .....	72
11.2.1. Детоксикация .....	73
11.3. Орнитиновый цикл (цикл мочевины) .....	74

Вопросы для самоконтроля .....	76
Список литературы.....	76
<b>Лекция 12. Обмен углеводов. Общая характеристика.</b> .....	78
12.1. Общая характеристика и классификация углеводов .....	78
12.2. Превращение углеводов в организме .....	80
Вопросы для самоконтроля .....	81
Список литературы.....	82
<b>Лекция 13. Обмен углеводов. Химия процессов брожения.</b> .....	83
13.1. Процессы брожения .....	83
13.2. Анаэробная фаза распада углеводов.....	84
13.3. Глюконеогенез .....	86
Вопросы для самоконтроля .....	87
Список литературы.....	87
<b>Лекция 14. Обмен липидов. Характеристика и классификация</b> .....	89
14.1. Общая характеристика и классификация.....	89
14.1.1 Простые липиды. Строение. Значение. Представители .....	89
14.1.2. Сложные липиды. Строение. Значение. Представители .....	90
Вопросы для самоконтроля .....	91
Список литературы.....	91
<b>Лекция 15. Обмен липидов. Промежуточный обмен липидов</b> .....	93
15.1. Переваривание и всасывание. Желчные кислоты .....	93
15.2. Биосинтез жирных кислот. Метаболизм кетонных тел .....	94
15.3. Общая характеристика синтеза холестерина .....	98
15.4. Биосинтез жиров.....	99
Вопросы для самоконтроля .....	99
Список литературы.....	100
<b>Лекция 16. Перспективы развития пищевой промышленности</b> .....	101
20.1. История пищевой промышленности .....	101
20.2. Основные направления развития сельского хозяйства.....	103
Вопросы для самоконтроля .....	103
Список литературы.....	104
Приложения.....	105
Библиографический список .....	107
<b>Содержание</b> .....	108