

# БИОЛОГИЧЕСКАЯ И БИООРГАНИЧЕСКАЯ **ХИМИЯ**

Под редакцией чл.-кор. НАМН Украины,  
профессора **Ю.И. ГУБСКОГО**,  
профессора **И.В. НИЖЕНКОВСКОЙ**

В 2 КНИГАХ

**2**

КНИГА

## **БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХИМИЯ**

**ВТОРОЕ ИЗДАНИЕ**

**УТВЕРЖДЕНО**

Министерством образования и науки Украины как учебник  
для студентов высших медицинских учебных заведений

**РЕКОМЕНДОВАНО**

ученым советом Национального медицинского университета  
имени А.А. Богомольца как учебник для студентов высших  
медицинских учебных заведений

**ИЗДАНО**

в соответствии с Приказом Министерства здравоохранения  
Украины № 502 от 22.06.2010 как национальный учебник  
для студентов высших медицинских учебных заведений

**КИЕВ  
ВСИ "МЕДИЦИНА"  
2018**

УДК 577.1я73  
ББК 547:57(075)  
Б63

*Утверждено Министерством образования и науки Украины как учебник  
для студентов высших медицинских учебных заведений  
(письмо № 1/11-3466 от 18.03.2016)*

*Рекомендовано ученым советом Национального медицинского университета  
имени А.А. Богомольца как учебник для студентов высших медицинских учебных заведений  
(протокол № 4 от 15.02.2013)*

*Издано в соответствии с Приказом Министерства здравоохранения Украины  
№ 502 от 22.06.2010 как национальный учебник для студентов высших медицинских  
учебных заведений*

**Авторы:**

*Ю.И. Губский, чл.-кор. НАМН Украины, проф.; И.В. Ниженковская, проф.; М.М. Корда, проф.;  
Б.Г. Борзенко, проф.; А.З. Бразалук, проф.; А.М. Эрстенюк, проф.; К.А. Ефетов, проф.; В.И. Жу-  
ков, проф.; Н.В. Заичко, проф.; И.А. Комаревцева, проф.; Н.Б. Луцюк, проф.; А.А. Мардашко,  
проф.; И.Ф. Мецишен, проф.; К.С. Непорада, проф.; А.Я. Скляр, проф.; Л.М. Тарасенко,  
проф.; А.М. Торохтин, проф.; Т.И. Бондарчук, доц.; Е.В. Кузнецова, доц.; Е.В. Лозовая, доц.;  
А.С. Ягупова, доц.*

Учебник содержит систематизированное изложение курса биологической химии в соответствии с программой по дисциплине, утвержденной для студентов высших медицинских (фармацевтических) учебных заведений. В основном тексте учебника рассмотрены структура и ферментативные реакции превращения основных классов биомолекул — белков, аминокислот, углеводов, липидов, нуклеотидов, порфиринов; освещены вопросы строения и свойств нуклеиновых кислот ДНК и РНК, молекулярной биологии и генетики, биохимические основы физиологических функций организма человека и их нейрогуморальной регуляции. Значительное внимание уделено молекулярным механизмам функционирования клеток крови, печени, почек, мышц, соединительной ткани, иммунной и нервной систем. Рассмотрены биохимические основы патогенеза атеросклероза, сахарного диабета, ожирения, болезней эндокринной, иммунной, нервной систем и соединительной ткани. Каждая глава учебника содержит кроме информационного материала тестовые задания для самопроверки и контроля усвоения знаний.

**Рецензенты:**

*Л.И. Остапченко, доктор биологических наук, профессор кафедры биохимии, директор УНЦ  
“Институт биологии и медицины” Киевского национального университета имени Тараса Шев-  
ченко;  
А.Г. Резников, доктор медицинских наук, профессор, академик НАМН Украины, член-кор-  
респондент НАН Украины, заведующий отделом эндокринологии репродукции и адаптации ГУ  
“Институт эндокринологии и обмена веществ им. В.П. Комиссаренко НАМН Украины”;  
В.А. Калибачук, доктор химических наук, профессор, заведующий кафедрой медицинской и  
общей химии Национального медицинского университета имени А.А. Богомольца*

© Ю.И. Губский, И.В. Ниженковская, М.М. Корда, Б.Г. Борзенко,  
А.З. Бразалук, А.М. Эрстенюк, К.А. Ефетов, В.И. Жуков, Н.В. Заичко,  
И.А. Комаревцева, Н.Б. Луцюк, А.А. Мардашко, И.Ф. Мецишен,  
К.С. Непорада, А.Я. Скляр, Л.М. Тарасенко, А.М. Торохтин,  
Т.И. Бондарчук, Е.В. Кузнецова, Е.В. Лозовая, А.С. Ягупова, 2017, 2018  
© ВСИ “Медицина”, оформление, 2018

ISBN 978-617-505-700-1

# СОДЕРЖАНИЕ

Введение. История развития биохимии .....	7
<b>Часть I. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ РЕГУЛЯЦИИ МЕТАБОЛИЗМА</b> .....	15
<b>Глава 1. Биомолекулы и клеточные структуры</b> .....	15
1.1. Химический состав живых организмов .....	15
1.2. Биомолекулы и их функции .....	15
1.3. Схема строения прокариотических и эукариотических клеток .....	17
1.4. Биологические мембраны .....	19
<b>Глава 2. Ферменты</b> .....	23
2.1. Ферменты: структура, свойства и классификация .....	23
2.2. Механизм действия ферментов .....	34
2.3. Кинетика ферментативных реакций. Единицы активности ферментов .....	39
2.4. Регуляция ферментативных процессов .....	56
2.5. Медицинская энзимология .....	58
2.6. Кофакторы и коферменты: химическое строение и функции .....	67
<b>Глава 3. Основные закономерности обмена веществ.</b>	
<b>Цикл трикарбоновых кислот</b> .....	81
3.1. Общие пути превращения белков, липидов, углеводов .....	81
3.2. Включение пировиноградной кислоты в цикл трикарбоновых кислот .....	85
3.3. Цикл трикарбоновых кислот, или цикл кребса .....	89
<b>Глава 4. Молекулярные основы биоэнергетики</b> .....	100
4.1. Пути использования кислорода в реакциях биологического окисления .....	100
4.2. Тканевое дыхание .....	104
4.3. Хемиосмотический механизм синтеза АТФ в митохондриях .....	109
4.4. Нефосфорилирующее окисление в дыхательной цепи как механизм образования теплоты в митохондриях .....	116
4.5. Ингибиторы и разобщители окислительного фосфорилирования .....	116
<b>Глава 5. Гормональная регуляция обмена веществ</b> .....	120
5.1. Общие свойства гормонов .....	122
5.2. Классификация гормонов .....	123
5.3. Механизм действия гидрофильных гормонов .....	126
5.4. Механизм действия гормонов, взаимодействующих с внутриклеточными рецепторами .....	131
5.5. Регуляция секреции гормонов .....	133

## СОДЕРЖАНИЕ

---

<b>Часть II. МЕТАБОЛИЗМ УГЛЕВОДОВ, ЛИПИДОВ, АМИНОКИСЛОТ И ЕГО РЕГУЛЯЦИЯ</b> .....	136
<b>Глава 6. Метаболизм углеводов и его регуляция</b> .....	136
6.1. Гликолиз.....	137
6.2. Спиртовое брожение .....	147
6.3. Пентозофосфатный путь катаболизма глюкозы .....	148
6.4. Метаболизм фруктозы .....	152
6.5. Метаболизм сорбитола .....	154
6.6. Метаболизм галактозы .....	155
6.7. Глюконеогенез.....	156
6.8. Метаболизм гликогена .....	159
6.9. Регуляция гликогенолиза и гликогенеза .....	165
<b>Глава 7. Метаболизм липидов и его регуляция</b> .....	169
7.1. Обмен триацилглицеролов .....	170
7.2. Обмен жирных кислот .....	175
7.3. Метаболизм глицерола .....	185
7.4. Биосинтез и утилизация кетоновых тел в норме и при патологии .....	187
7.5. Обмен фосфолипидов .....	191
7.6. Обмен холестерина .....	193
7.7. Патология липидного обмена .....	196
<b>Глава 8. Метаболизм аминокислот. Энзимопатии аминокислотного обмена</b> .....	203
8.1. Общие пути превращения аминокислот .....	203
8.2. Пути образования и детоксикации аммиака. Биосинтез мочевины .....	210
8.3. Специализированные пути обмена ациклических и циклических аминокислот .....	216
8.4. Биосинтез порфиринов .....	239
8.5. Наследственные нарушения обмена порфиринов .....	243
<b>ЧАСТЬ III. МОЛЕКУЛЯРНАЯ БИОЛОГИЯ. БИОХИМИЯ МЕЖКЛЕТОЧНЫХ КОММУНИКАЦИЙ</b> .....	246
<b>Глава 9. Метаболизм нуклеотидов</b> .....	246
9.1. Биосинтез и катаболизм пуриновых и пиримидиновых нуклеотидов .....	246
9.2. Нарушения обмена пуриновых и пиримидиновых нуклеотидов.....	260
<b>Глава 10. Основы молекулярной биологии</b> .....	264
10.1. Структура дезоксирибонуклеиновой кислоты .....	265
10.2. Биосинтез дезоксирибонуклеиновой кислоты .....	268
10.3. Биосинтез рибонуклеиновой кислоты .....	275
10.4. Биосинтез белка на рибосомах (трансляция) .....	281
10.5. Антибиотики — ингибиторы матричного синтеза.....	299

10.6. Вирусы и токсины — ингибиторы матричного синтеза в эукариотических клетках .....	302
10.7. Биохимические механизмы противовирусного действия интерферонов .....	303
<b>Глава 11. Основы молекулярной генетики .....</b>	<b>306</b>
11.1. Фазы клеточного цикла эукариот. Биохимические механизмы контроля вступления клетки в митоз .....	307
11.2. Молекулярные механизмы мутаций .....	309
11.3. Генетические рекомбинации .....	313
11.4. Амплификация генов (гены металлотioneина, дигидрофолатредуктазы) .....	316
11.5. Генная инженерия: общие понятия, биомедицинское значение .....	318
<b>Глава 12. Биохимия гормональной регуляции .....</b>	<b>323</b>
12.1. Гормоны гипоталамо-гипофизарной системы .....	323
12.2. Гормоны поджелудочной железы .....	337
12.3. Гормоны системы пищеварения .....	342
12.4. Гормоны щитовидной железы .....	344
12.5. Гормональная регуляция гомеостаза кальция .....	350
12.6. Стероидные гормоны коры надпочечников и половых желез .....	356
12.7. Физиологически активные эйкозаноиды .....	365
12.8. Роль эйкозаноидов в развитии воспаления .....	370
<b>Часть IV. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ БИОХИМИЯ .....</b>	<b>374</b>
<b>Глава 13. Биохимия питания человека .....</b>	<b>374</b>
13.1. Макрокомпоненты питательных веществ .....	375
13.2. Биохимическая роль микроэлементов .....	377
13.3. Переваривание питательных веществ в пищеварительном канале .....	382
13.4. Нарушения переваривания отдельных нутриентов в пищеварительном канале .....	392
13.5. Витамины .....	395
<b>Глава 14. Биохимия крови .....</b>	<b>410</b>
14.1. Дыхательная функция эритроцитов .....	410
14.2. Нормальные и патологические формы гемоглобина .....	414
14.3. Кислотно-основное состояние и буферные системы крови .....	416
14.4. Небелковые вещества плазмы крови .....	420
14.5. Белки плазмы крови .....	426
14.6. Липопротеины плазмы крови .....	438
14.7. Свертывающая, антисвертывающая и фибринолитическая системы крови .....	441
<b>Глава 15. Биохимия иммунных процессов .....</b>	<b>451</b>
15.1. Иммуноглобулины: структура, биологические функции .....	452
15.2. Медиаторы и гормоны иммунной системы .....	456

## СОДЕРЖАНИЕ

15.3. Биохимические компоненты системы комплемента человека .....	459
15.4. Биохимические механизмы развития иммунодефицитных состояний .....	461
<b>Глава 16. Биохимические функции печени</b> .....	<b>465</b>
16.1. Желчеобразующая функция печени .....	469
16.2. Роль печени в обмене желчных пигментов .....	470
16.3. Патобиохимия желтух .....	475
16.4. Нарушения биохимических процессов в печени при некоторых заболеваниях .....	480
16.5. Биотрансформация ксенобиотиков и эндогенных токсинов .....	484
<b>Глава 17. Биохимические функции почек</b> .....	<b>496</b>
17.1. Этапы мочеобразования .....	496
17.2. Общие свойства мочи .....	501
17.3. Химический состав мочи .....	502
17.4. Участие почек в регуляции кислотно-основного равновесия .....	509
17.5. Особенности обмена веществ в почках .....	510
17.6. Биохимические тесты функции почек .....	512
<b>Глава 18. Биохимия мышц</b> .....	<b>516</b>
18.1. Строение миофибрилл .....	516
18.2. Химический состав мышечной ткани .....	517
18.3. Биохимические особенности миокарда и гладких мышц .....	521
18.4. Биохимические механизмы сокращения и расслабления мышц .....	522
18.5. Источники энергии для мышечной деятельности .....	525
18.6. Биохимические изменения в мышцах при патологии .....	527
<b>Глава 19. Биохимия соединительной ткани</b> .....	<b>529</b>
19.1. Строение и обмен коллагена .....	529
19.2. Строение эластина .....	532
19.3. Структура и обмен протеогликанов .....	534
19.4. Строение гликопротеинов .....	537
<b>Глава 20. Биохимия нервной системы</b> .....	<b>540</b>
20.1. Особенности химического состава нервной ткани .....	540
20.2. Особенности метаболизма в нервной ткани .....	544
20.3. Молекулярные основы биоэлектрических процессов на мембране нейрона .....	548
20.4. Нейромедиаторы .....	553
20.5. Нарушения обмена медиаторов и модуляторов головного мозга при психических расстройствах .....	557
20.6. Нейрохимические механизмы действия психотропных средств .....	558
<i>Ответы на тесты для самоконтроля</i> .....	561
<i>Предметный указатель</i> .....	562
<i>Список литературы</i> .....	581

# ВВЕДЕНИЕ

## ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ БИОХИМИИ

**Биохимия (биологическая химия)** — наука, изучающая химическую природу веществ, входящих в состав клеток живых организмов, их превращения, связь этих превращений с деятельностью органов и тканей, а также пути их регуляции.

Биохимия состоит из нескольких разделов.

**Статическая биохимия** изучает химический состав организмов и структуру их молекул (белков, аминокислот, нуклеиновых кислот, нуклеотидов, углеводов и их производных, липидов, витаминов, гормонов).

**Динамическая биохимия** изучает химические реакции, составляющие обмен веществ (метаболизм), а именно пути превращения молекул и механизмы реакций, которые происходят между ними.

**Биоэнергетика** — раздел динамической биохимии, изучающий закономерности синтеза, аккумуляции и потребления энергии в биологических системах.

**Функциональная биохимия** изучает биохимические реакции, лежащие в основе физиологических функций, — биохимические основы пищеварения питательных веществ в пищеварительном канале; а также механизмы мышечного сокращения, проведение нервного импульса, дыхательной функции крови, регуляции кислотно-основного состояния, функции печени и почек, иммунной системы и др.

**Биохимия человека, или медицинская биохимия**, — раздел биохимии, изучающий закономерности обмена веществ в человеческом организме, в частности при заболеваниях.

В качестве самостоятельной науки биохимия сформировалась во второй половине XIX в. Термин “биохимия” предложил и ввел в научную среду в 1903 г. немецкий химик Карл Нойберг.

В истории развития биохимии как науки выделяют четыре периода.

**I период** — с древних времен до эпохи Возрождения (XV в.). Это период практического использования биохимических процессов без понимания их теоретических основ и первых, порой очень примитивных, биохимических исследований. Еще с древних времен люди знали технологию таких производств, основанных на биохимических процессах, как хлебопечение, сыроварение, виноделие, дубление кож. Использование растений в пищу и с лечебной целью заставило задуматься о свойствах и превращениях отдельных веществ в организме человека.

**II период** — от начала эпохи Возрождения до второй половины XIX в., когда биохимия выделилась как самостоятельная наука. Великий исследователь того времени, автор многих шедевров искусства, архитектор, инженер, анатом Леонардо да Винчи провел опыты, по результатам которых сделал важное для тех лет заключение, что

живой организм может существовать только в такой атмосфере, в которой может гореть пламя. Также нужно отметить работы таких ученых, как Т. Парацельс, М.В. Ломоносов, Ю. Либих, А.М. Бутлеров, А. Лавуазье.

**III период** — со второй половины XIX в. до 50-х годов XX в. Этот период ознаменован резким увеличением интенсивности и глубины биохимических исследований, объема получаемой информации, использованием достижений биохимии в промышленности, медицине, сельском хозяйстве. Основные открытия этого периода такие:

1904 г. — Ф. Кнооп открыл механизм  $\beta$ -окисления высших жирных кислот;

1926 г. — Дж. Самнер выделил в кристаллическом виде фермент уреазу, доказав, что ферменты это белки;

1930 г. — В.А. Энгельгардт открыл процесс окислительного фосфорилирования;

1930 г. — Л. Полинг успешно исследовал вторичную структуру белка;

1933 г. — Г.А. Кребс подробно изучил орнитиновый цикл мочевинообразования, а в 1937 г. открыл цикл трикарбоновых кислот (ЦТК);

1933 г. — Д. Кейлин выделил цитохром с и воспроизвел процесс переноса электронов по дыхательной цепи на примере сердечной мышцы;

1938 г. — А.Е. Браунштейн и М.Г. Крицман впервые описали реакции трансаминирования, которые являются ключевыми в азотистом обмене.

**IV период** — с начала 50-х годов XX в. по сей день. Характеризуется широким использованием в биохимических исследованиях физических, физико-химических, математических методов, активным и успешным изучением основных биологических процессов (биосинтез белков и нуклеиновых кислот) на молекулярном и сверхмолекулярном уровнях.

Основными открытиями в биохимии этого периода были следующие:

1953 г. — Дж. Уотсон и Ф. Крик предложили пространственную модель молекулы ДНК;

1953 г. — Ф. Сэнгер установил аминокислотную последовательность белка инсулина;

1961 г. — М. Ниренберг расшифровал генетический код;

1966 г. — П. Митчелл сформулировал хемиосмотическую теорию сопряжения процессов дыхания и окислительного фосфорилирования;

1967 г. — А. Корнберг синтезировал ДНК вируса *in vitro*.

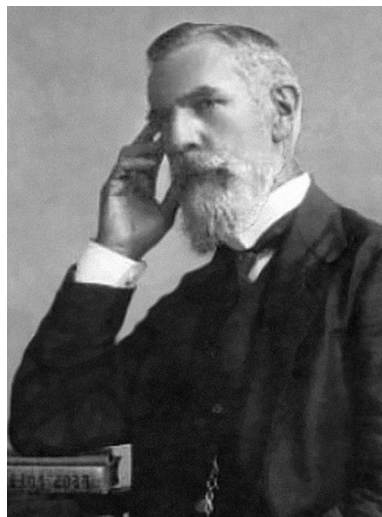
В 2006 г. Е. Файер и К. Мелло были награждены Нобелевской премией по физиологии и медицине за открытие РНК интерференции — подавления экспрессии генов двухцепочечной РНК. В 2013 г. самую престижную научную премию получили Р. Шекман, Дж. Ротман и Т. Зюдхоф за открытие механизмов везикулярного транспорта — главной транспортной системы в клетках.

Основные проблемы, которые в настоящее время решает биохимия, следующие: связь между строением и биологической функцией, пути переноса информации, пространственное и временное распределение биомолекул в клетках и во всем организме, проблема расшифровки механизмов эволюции как биохимического процесса.



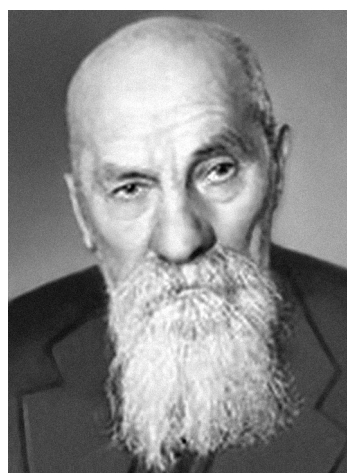
## ИЗВЕСТНЫЕ УЧЕНЫЕ-БИОХИМИКИ

**Иван Яковлевич Горбачевский** (1854—1942) — украинский биохимик, гигиенист и эпидемиолог, общественно-политический и просветительный деятель. Уроженец с. Зарубинцы (ныне Тернопольская обл.). Окончил врачебный факультет Венского университета. Один из организаторов Украинских университетских курсов, которые в 1921 г. были реорганизованы в Украинский свободный университет в Вене, с 23 октября того же года — в Праге. С 1923 г. неоднократно был избран ректором этого университета, с 1937 г. — почетным профессором. В 1922—1923 гг. был также профессором Украинского технико-хозяйственного института, Украинской хозяйственной академии в г. Подебрады (Чехия), в 1927—1928 гг. — председателем номенклатурной химической комиссии при этой академии, которая разрабатывала принципы украинской химической терминологии.



И.Я. Горбачевский впервые в мире синтезировал мочевую кислоту, установил источники и пути ее образования в организме, открыл фермент ксантиноксидазу. Подготовил двухтомный учебник по органической и неорганической химии на украинском языке, заложивший основы украинской научной терминологии. Автор четырехтомного учебника по лекарственной химии (1904—1908) на чешском языке. В 1898 г. ученый отмечен высшей наградой Австро-Венгрии — орденом Железной Короны. В 1992 г. решением Кабинета Министров Украины имя академика И.Я. Горбачевского присвоено Тернопольскому государственному медицинскому институту (ныне — университет) и установлена мемориальная доска.

**Алексей Николаевич Бах** (1857—1946) — основатель советской биохимической школы, академик АН СССР. Учился в Университете Св. Владимира (ныне — Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко). Выступил инициатором создания Физико-химического института имени Л. Карпова, а впоследствии — Института биохимии АН СССР. Основные направления его исследований связаны с изучением фотосинтеза, окислительных процессов в живых клетках и ферментов. А.Н. Бах объяснил химизм процесса ассимиляции углекислого газа хлорофильными растениями с образованием органического вещества, установив, что в основе этого процесса лежит реакция, которая происходит с участием воды. Ученый пришел к выводу, что пероксиды играют важную роль в процессе дыхания. Автор пероксидной теории.





**Александр Владимирович Палладин** (1885—1972) — один из основателей отечественной научной биохимической школы, академик ВУАН, академик АН УССР, академик АН СССР, действительный член АМН СССР, президент АН УССР, заслуженный деятель науки Украины, Герой Социалистического Труда, лауреат премии им. В.И. Ленина. Сын академика В.И. Палладина, ученик Н.Е. Введенского и И.П. Павлова.

Научные достижения А.В. Палладина связаны с изучением биохимических процессов нервной системы и мышечной деятельности. Он является основателем отечественной функциональной нейрохимии. Показал отличие химического состава и биохимических характеристик морфологически и функционально различных частей центральной и периферической нервной системы,

особенности обмена белков, углеводов, медиаторов и других биологически активных веществ в нервной ткани при возбуждении и торможении, установил закономерности внутриклеточной локализации и возрастных изменений активности протеолитических ферментных систем, выяснил молекулярные механизмы транспортировки ионов через клеточные мембраны.

Изучал особенности обмена веществ в мышцах (во время работы, отдыха и тренировки), что стало основой теории физической культуры. Впервые в СССР начал биохимические исследования витаминов. Обнаружил связь между нарушениями обмена веществ и дефицитом витаминов при экспериментальной цинге и полиневрите. Синтезировал новый водорастворимый аналог витамина К — викасол, который широко применяется в медицинской практике.

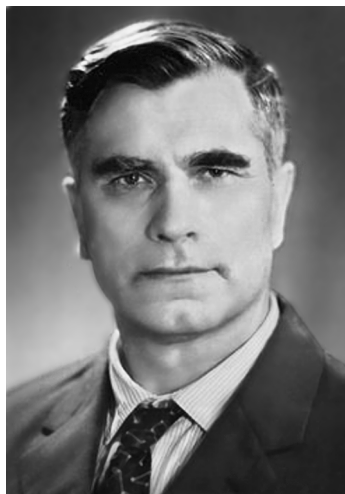
**Ростислав Всеволодович Чаговец** (1904—1982) — доктор биологических наук, профессор, академик АН УССР, заслуженный деятель науки УССР, профессор, академик-секретарь Отделения биохимии, физиологии и теоретической медицины АН УССР.



Родился в г. Киеве, закончил биологический факультет Киевского института народного образования (ныне — Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко). В 1932—1950 гг. работал в Киевском медицинском институте, одновременно с 1933 г. — сотрудник Института биохимии АН УССР (в 1948—1976 гг. — заведующий лабораторией витаминов). Является одним из основателей формирования научной школы и основных направлений фундаментальных исследований в области биохимии витаминов в Украине.

Основные направления его исследований связаны с биохимией мышц, экспериментальных основ витаминотерапии, биохимии витаминсодержащих ферментов, истории витаминологии.

**Владимир Александрович Белицер** (1906—1988) — академик АН УССР, доктор биологических наук, профессор. Окончил физико-математический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по специальности “физико-химическая биология”. Исследовал связь между дыхательной системой и гликолитическими реакциями в тканях животных. Установил влияние креатина на мышечное дыхание и роль креатинфосфата в этом процессе. Впервые показал, что аэробное фосфорилирование сопряжено с дыханием, исследовал стехиометрические соотношения между сопряженным связыванием фосфата и поглощением кислорода и оценил термодинамическое значение этого процесса, показав, что энергия переноса электронов от субстрата к кислороду используется для образования трех молекул АТФ на один атом поглощенного кислорода.



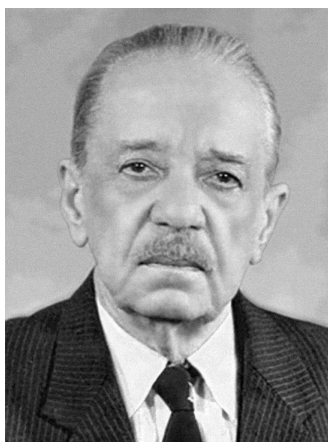
С 1944 по 1988 г. работал в Институте биохимии Академии наук Украины, возглавлял лабораторию ферментов, с 1966 г. — отдел структуры и функции белка; в 1969—1972 гг. — директор Института. Исследовал свойства нативных и денатурированных белков, создал из белков сыворотки крови крупного рогатого скота кровезаменитель БК-8. Представители школы В.А. Белицера изучили молекулярный механизм одной из основных реакций свертывания крови — превращение фибриногена в фибрин, описали структуру и функции фибриногена и фибрина, экспериментально доказали, что для образования сетки фибрина существенное значение имеют специфические центры полимеризации, а превращение фибриногена в фибрин происходит в две стадии — ферментативную и полимеризационную. В.А. Белицер предложил собственную концепцию механизма преобразования фибриногена в фибрин, обосновав кинетическую теорию этой реакции, исследовал доменную структуру фибриногена. Под руководством В.А. Белицера разработан и внедрен в медицинскую практику ряд диагностических тестов для дифференциальной диагностики сердечно-сосудистых заболеваний.

**Арон Михайлович Утевский** (1904—1988) — доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент НАН Украины. Окончил Харьковский государственный университет (ныне — Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина) в 1924 г. В 1925—1931 гг. работал под руководством А.В. Палладина. С 1931 г. — заведующий новосозданным отделом биохимии Украинского института эндокринологии и кафедры биохимии Харьковского медицинского института.

Научные работы А.М. Утевского, посвященные изучению метаболизма адреналина и других биогенных аминов, заложили фундамент для дальнейших исследований путей преобразования гормонов в медиаторы и ка-



тализаторы процессов внутриклеточного метаболизма, изучения роли обмена гормонов в механизме их действия, расширения представлений о биохимических факторах нервнотрофических процессов. Разработанные им методы исследования и теоретические концепции функционального значения направленности процессов метаболизма гормонов были использованы во многих клинических исследованиях при изучении эндокринных и неэндокринных заболеваний.

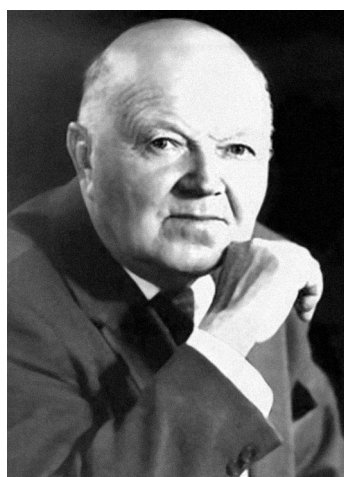


**Герман Васильевич Троицкий** (1913—1992) — доктор биологических наук, кандидат медицинских наук, профессор, член-корреспондент АН УССР, заслуженный деятель науки УССР. В 1951—1988 гг. возглавлял кафедру биологической химии Крымского медицинского института, был основателем Крымской биохимической школы.

Основные труды посвящены изучению метаболизма витамина А, изменчивости структуры белков крови при патологии. Г.В. Троицкий впервые в мире доказал наличие β-складчатой структуры в глобулярных белках, разработал метод изоэлектрической фокусировки в борат-полиольных системах. С помощью этого метода и метода электрофореза были получены высокоочищенные препараты белка в условиях невесомости на космической станции

“Салют”.

**Владимир Петрович Вендт** (1906—1993) — доктор биологических наук, профессор, лауреат Государственной премии Украины. Окончил Одесский физико-фармацевтический институт. С 1930 г. работал в Украинском институте патологии и гигиены труда в Харькове, затем — научный сотрудник Украинского института экспериментальной медицины. С 1946 г. — старший научный сотрудник Института биохимии АН УССР. В 1963 г. В.П. Вендт возглавил лабораторию, затем — отдел фотобиохимии и отдел биохимии стероидов (1976—1983).



Он первым провел широкомасштабные исследования биохимии стеролов, прежде всего витаминов группы D (показал возможность образования комплексов стеролов с белками и выяснил природу химических связей между ними). Это позволило разработать методы получения искусственных белково-витаминных комплексов с высокой активностью на основе казеина (или других белков) с препаратами витаминов D<sub>2</sub>, D<sub>3</sub>, E и каротина. Эти разработки использованы для промышленного производства витамина D<sub>3</sub> (видеина D<sub>3</sub>), который применялся в птицеводстве и медицине. Он предложил метод ранней диагностики D-гиповитаминоза и разработал и внедрил в медицинскую практику методы ранней диагностики рахита у детей и определения степени риска заболевания по анализу пуповинной крови.

## ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ РЕГУЛЯЦИИ МЕТАБОЛИЗМА

### Глава 1

## БИМОЛЕКУЛЫ И КЛЕТочНЫЕ СТРУКТУРЫ

---

### 1.1. ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

По химическому составу живые организмы значительно отличаются от объектов неживой природы. Из 92 химических элементов, обнаруженных в неживой природе, для жизнедеятельности организмов необходимо не более половины. Наиболее распространенными химическими элементами в живых организмах являются следующие: первое место по количеству занимает водород H (63 % общего числа атомов), второе — кислород O (25,5 %), третье — углерод C (9,5 %) и четвертое — азот N (1,4 %). Итого, на долю этих элементов приходится более 99 % атомов. В организме человека, кроме углерода, кислорода, водорода и азота, в большом количестве содержатся фосфор P и сера S.

Среди химических элементов, необходимых организму человека для жизнедеятельности, выделяют **макроэлементы** (содержание которых в организме составляет более 0,001 %, рекомендуемая суточная доза потребления — более 200 мг), и **микроэлементы** (менее 0,001 %, рекомендуемая суточная доза потребления — менее 200 мг).

Шесть макроэлементов (C, O, H, N, P, S) получили название **органогенов**, или **биоэлементов**. Именно из них состоит большинство органических молекул человеческого организма. К макроэлементам относятся также натрий, калий, магний, кальций и хлор, содержащиеся в организме в виде ионов ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Cl}^-$ ). Микроэлементов известно более 30, среди них железо, цинк, кремний, медь, фтор, йод, марганец, хром, селен, алюминий, бром, молибден, кобальт, ванадий, никель и др.

### 1.2. БИМОЛЕКУЛЫ И ИХ ФУНКЦИИ

**Биомолекулы** — органические вещества живых организмов, выполняющие пластическую (строительную), метаболическую (участие в обмене веществ) и регуляторную функции. К биомолекулам относятся нуклеиновые кислоты, белки, углеводы, липиды, витамины, гормоны и промежуточные продукты обмена веществ (метаболиты).

**Нуклеиновые кислоты** (дезоксирибонуклеиновая (ДНК) и рибонуклеиновая (РНК)) — полимеры, состоящие из нуклеотидов. В состав каждого нуклеотида вхо-

дят азотистое основание (производные пиримидина или пурина), пентоза (рибоза или дезоксирибоза) и фосфорная кислота. В молекуле нуклеиновой кислоты нуклеотиды соединены линейно фосфодиэфирными связями. Нуклеиновые кислоты — это информационный банк, в котором содержатся все сведения о составе, развитии и функционировании живых систем. Наследственный материал в них не только сохраняется, но и активно реализуется во время процессов синтеза, развития организма, деления клеток и размножения.

**Белки** — полимеры аминокислот с молекулярной массой более 5000 Да. Считается, что если молекулярная масса не превышает 5000 Да, то такие молекулы называются *пептидами*. Аминокислоты соединены в пептидах и белках пептидными связями. Именно белковые соединения определяют индивидуальность каждого организма.

**Углеводы** — альдегидо- или кетопроизводные многоатомных спиртов и их полимеры. Углеводы делятся на *моносахариды* (альдозы и кетозы), *олигосахариды* (в состав которых входят 2—10 моносахаридных остатков) и *полисахариды* (включают более 10 моносахаридных остатков). Полисахариды, состоящие из одного типа мономеров, называются *гомополисахаридами* (например, гликоген, крахмал и целлюлоза состоят из остатков глюкозы). Полисахариды, в состав которых входят различные мономеры, называются *гетерополисахаридами* (например, гепарин, гиалуроновая кислота, хондроитинсульфаты).

Углеводы выполняют разнообразные функции, основная среди которых — энергетическая. За счет их обеспечивается 50—60 % энергетических потребностей организма. Структурная роль в организме человека характерна для гетерополисахаридов (гликозамингликанов) межклеточного вещества. Олигосахаридные компоненты гликопротеинов и гликолипидов мембран образуют центры распознавания биомолекул, обеспечивают адгезию клеток при гистогенезе и морфогенезе, выполняют роль антигенов. Пентозы (рибоза и дезоксирибоза) входят в состав нуклеиновых кислот, коферментов (НАД, ФАД и КоА). Из углеводов в организме синтезируются другие соединения, в частности жиры, заменимые аминокислоты, стероиды.

**Липиды** — разнообразные по химической структуре вещества (чаще всего сложные эфиры (эстеры) высших жирных кислот), которые экстрагируются из биологического материала малополярными растворителями (бензином, ацетоном и т. д.). Условно липиды можно разделить на простые и сложные липиды и стероиды. *Простые липиды* состоят из остатков высших жирных кислот и трехатомного спирта глицерола (триацилглицеролы (нейтральные жиры)), или высших одноатомных спиртов (воски), к *сложным липидам* относятся фосфолипиды (в состав входит ортофосфорная кислота) — глицерофосфолипиды и сфингофосфолипиды — и гликолипиды (содержат углеводные компоненты); к *стероидам* относятся производные циклопентанпергидрофенантрена.

Липиды являются структурными компонентами клеточных мембран (фосфолипиды и гликолипиды, а также холестерол), служат резервным энергетическим материалом (триацилглицеролы). Кроме этих основных функций, липиды выполняют

роль барьеров, которые защищают организм от термического и механического воздействия, могут быть предшественниками других биологически активных веществ (гормоны стероидного происхождения, а также простагландины, витамин D).

**Витамины** — жизненно важные органические низкомолекулярные вещества, которые обеспечивают нормальный обмен веществ, не синтезируются в организме или образуются в недостаточном количестве и поэтому должны поступать в организм извне. Витамины не входят в структуру тканей и не используются организмом в качестве источника энергии (в отличие от незаменимых аминокислот и полиненасыщенных жирных кислот, которые также должны поступать в организм извне). Большинство витаминов являются предшественниками компонентов небелковой части сложных ферментов.

**Гормоны** — вещества, которые вырабатываются в специализированных клетках желез внутренней секреции, поступают непосредственно в кровь и оказывают регуляторное влияние на обмен веществ и физиологические функции. По химическому строению гормоны являются сложными и простыми белками, пептидами, производными аминокислот и стероидами. Кроме гормонов, которые выделяются в кровь и действуют на ткани, удаленные от места образования, существуют гормоны, которые проявляют свое действие в том же органе, в котором они синтезируются, или даже действуют на клетки, которые их секретируют. Это так называемые *гормоны местного действия* — гормоны пищеварительного канала, эйкозаноиды, серотонин и гистамин.

**Метаболиты** — продукты обмена веществ, которые в большом количестве содержатся в организме. Метаболиты бывают первичными, вторичными, промежуточными (подвергаются дальнейшей биотрансформации) и конечными, которые не подвергаются дальнейшей биотрансформации и экскретируются с мочой, калом, потом, выдыхаемым воздухом. К метаболитам относятся органические кислоты (в том числе ди- и трикарбоновые), как не содержащие азот, так и аминокислоты, а также нуклеотиды, другие низкомолекулярные азотсодержащие соединения (например, аминокислоты, мочевины, мочевая кислота) и др. Они участвуют в процессах диссимиляции и ассимиляции.

**Бионеорганические соединения** — неорганические вещества, связанные с жизнедеятельностью организма. К ним относятся макро- и микроэлементы, некоторые неорганические кислоты (соляная, фосфорная, угольная), аммиак и др.

### 1.3. СХЕМА СТРОЕНИЯ ПРОКАРИОТИЧЕСКИХ И ЭУКАРИОТИЧЕСКИХ КЛЕТОК

Все клеточные живые организмы делятся на *прокариотические* (безъядерные) и *эукариотические* (ядерные). Они отличаются не только наличием или отсутствием ядра, но и другими особенностями строения, жизнедеятельности и химического состава. Прокариотические организмы возникли примерно 3,5 млрд лет тому назад, а 1,2 млрд лет тому назад от них произошли эукариоты. Прокариотами являются бак-

Б63 **Биологическая** и биоорганическая химия : в 2 кн. : учебник. Кн. 2. Биологическая химия / Ю.И. Губский, И.В. Ниженковская, М.М. Корда и др. ; под ред. Ю.И. Губского, И.В. Ниженковской. — 2-е изд. — К. : ВСИ “Медицина”, 2018. — 584 с.  
ISBN 978-617-505-700-1

Учебник содержит систематизированное изложение курса биологической химии в соответствии с программой по дисциплине, утвержденной для студентов высших медицинских (фармацевтических) учебных заведений. В основном тексте учебника рассмотрены структура и ферментативные реакции превращения основных классов биомолекул — белков, аминокислот, углеводов, липидов, нуклеотидов, порфиринов; освещены вопросы строения и свойств нуклеиновых кислот ДНК и РНК, молекулярной биологии и генетики, биохимические основы физиологических функций организма человека и их нейрогуморальной регуляции. Значительное внимание уделено молекулярным механизмам функционирования клеток крови, печени, почек, мышц, соединительной ткани, иммунной и нервной систем. Рассмотрены биохимические основы патогенеза атеросклероза, сахарного диабета, ожирения, болезней эндокринной, иммунной, нервной систем и соединительной ткани. Каждая глава учебника содержит кроме информационного материала тестовые задания для самопроверки и контроля усвоения знаний.

УДК 577.1я73  
ББК 547:57(075)