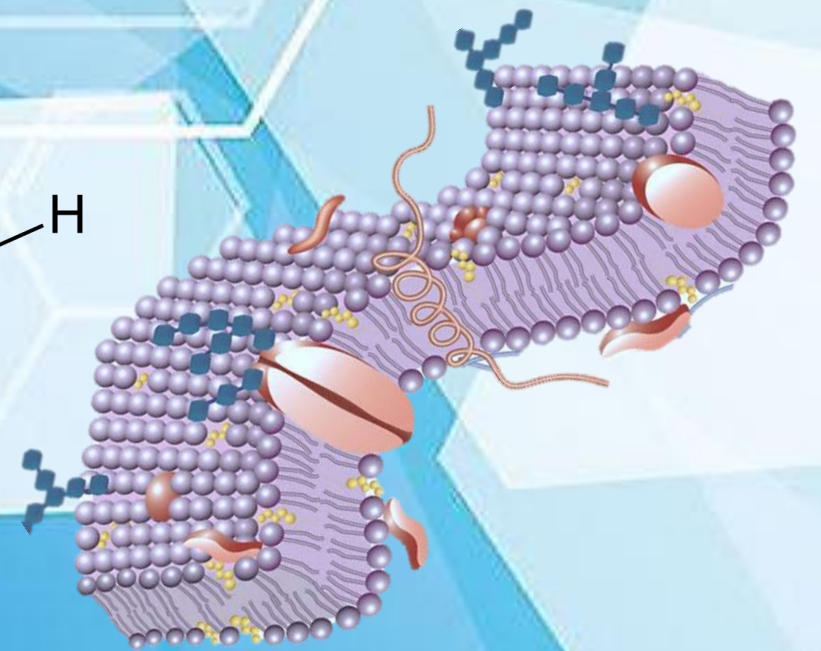
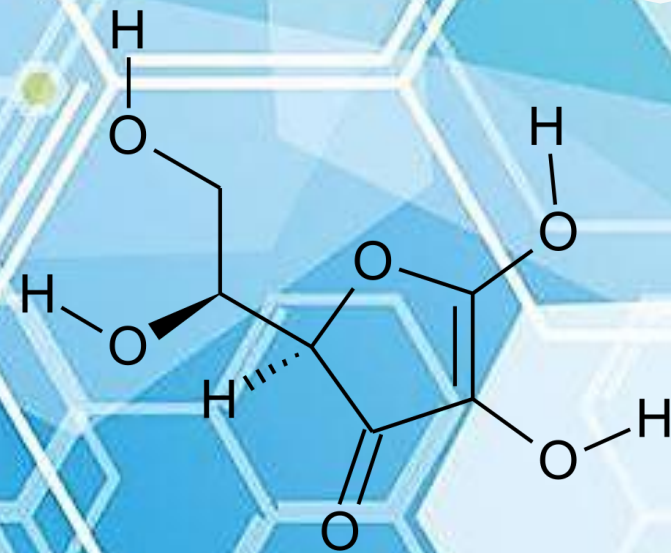
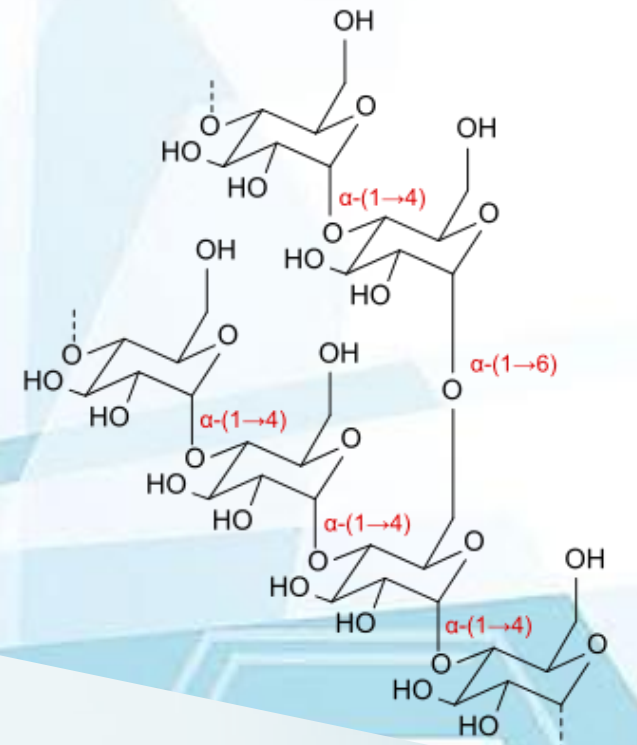
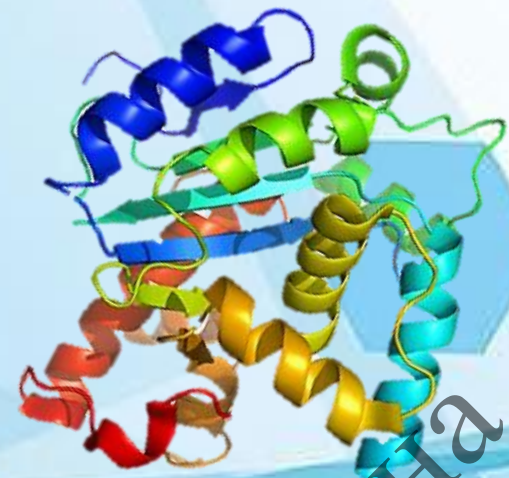


МГПУ им. И. П. Шамякина

# СТРУКТУРНАЯ БИОХИМИЯ



ISBN 978-985-477-833-4



9 789854 778334

Министерство образования Республики Беларусь

Учреждение образования  
«Мозырский государственный педагогический университет  
имени И. П. Шамякина»

## СТРУКТУРНАЯ БИОХИМИЯ

Справочник  
для студентов специальности 1-02 04 01 «Биология и химия»

Мозырь  
МГПУ им. И. П. Шамякина  
2022

УДК 577.11(078)  
ББК 28.072я73  
С87

Составители:

**И. В. Котович**, кандидат биологических наук, доцент, заведующий кафедрой биолого-химического образования УО МГПУ им. И. П. Шамякина;  
**О. П. Позывайло**, кандидат ветеринарных наук, доцент, заведующий кафедрой биологии и экологии УО МГПУ им. И. П. Шамякина

Рецензенты:

кандидат биологических наук, доцент, заведующий кафедрой химии и естественнонаучного образования УО ВГУ им. П. М. Машерова  
*О. М. Балаева-Тихомирова*;  
кандидат химических наук, доцент,  
доцент кафедры биоорганической химии УО БГМУ  
*Ф. Ф. Лахвич*

Печатается по решению редакционно-издательского совета учреждения образования «Мозырский государственный педагогический университет им. И. П. Шамякина»

**Структурная биохимия** : справ. для студентов специальности С87 1-02 04 01 «Биология и химия» / сост.: И. В. Котович, О. П. Позывайло. – Мозырь : МГПУ им. И. П. Шамякина, 2022. – 96 с.  
ISBN 978-985-477-833-4.

Справочник по структурной биохимии содержит краткие теоретические сведения о строении, свойствах и биологической роли аминокислот, пептидов, белков, ферментов, углеводов, липидов и витаминов.

Издание предназначено студентам, обучающимся по специальности 1-02 04 01 «Биология и химия», для подготовки к занятиям по дисциплине «Биологическая химия».

УДК 577.11(078)  
ББК 28.072я73

ISBN 978-985-477-833-4

© Котович И. В., Позывайло О. П.,  
составление, 2022  
© УО МГПУ им. И. П. Шамякина, 2022

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие .....	4
Тема 1. Аминокислоты. Пептиды .....	5
Тема 2. Белки .....	14
Тема 3. Ферменты .....	24
Тема 4. Углеводы .....	40
Тема 5. Липиды .....	63
Тема 6. Витамины .....	79
Краткий словарь биохимических терминов .....	89
Список использованных источников .....	92
Предметный указатель .....	93

МГТУ ИМ. И. П. ШАМЯКИНА

## ПРЕДИСЛОВИЕ

**Биохимия** – это наука, изучающая химический состав живых организмов и химические процессы, лежащие в основе их жизнедеятельности. В зависимости от решаемых задач она подразделяется на структурную (статическую) и метаболическую (динамическую) биохимию.

Целью предлагаемых справочных материалов по структурной биохимии является формирование у студентов глубоких и прочных знаний о структуре и свойствах веществ, входящих в состав организма человека и животных.

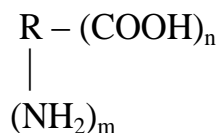
Справочник предназначен для студентов очной (дневной) формы получения высшего образования, обучающихся по специальности 1-02 04 01 Биология и химия и составлены в соответствии с учебной программой дисциплины «Биологическая химия».

В справочник включено 6 тем. В первой теме рассмотрены вопросы строения, свойств и биологического значения аминокислот и пептидов. Темы 2–6 посвящены вопросам строения, свойств и биологической роли белков, ферментов, углеводов, липидов, витаминов.

В заключении приведена литература, использованная при подготовке справочника, словарь терминов по структурной биохимии и предметный указатель.

## ТЕМА 1. АМИНОКИСЛОТЫ. ПЕПТИДЫ

**Аминокислоты** – это гетерофункциональные соединения, имеющие в своей структуре карбоксильную (-COOH) и амино- (-NH<sub>2</sub>) группы.



*Классификация аминокислот.* В зависимости от характера углеводородного радикала аминокислоты подразделяют на циклические и ациклические. Циклические аминокислоты в свою очередь делят на ароматические и гетероциклические.

По количеству функциональных групп различают моноаминомонокарбоновые (1 аминогруппа и 1 карбоксил), моноаминодикарбоновые (1 аминогруппа и 2 карбоксила) и диаминомонокарбоновые (2 аминогруппы и 1 карбоксил) аминокислоты.

В зависимости от положения аминогруппы относительно карбоксила выделяют α-, β-, γ- и т.д. аминокислоты. В состав белков входят α-аминокислоты, называемые протеиногенными.

По биологическому значению аминокислоты делят на заменимые и незаменимые. Заменимые аминокислоты могут синтезироваться в организме человека и животных. Незаменимые аминокислоты неспособны к такому синтезу и должны поступать в организм экзогенным путем (с пищей или кормом). В составе полноценных белков должны присутствовать все незаменимые аминокислоты в достаточных количествах и в необходимых соотношениях. Абсолютно незаменимых аминокислот для всех видов живых организмов восемь (метионин, треонин, валин, лейцин, изолейцин, лизин, фенилаланин, триптофан). В то же время следует отметить, что для некоторых живых существ, а также в определенные периоды развития организма, ряд других аминокислот также становится необходимым компонентом рациона. Так, например, гистидин – незаменимая аминокислота для крыс. Для детей и растущих животных помимо вышеуказанных 8 аминокислот требуются также гистидин и аргинин, для птиц во время линьки – глицин.

По полярности аминокислоты подразделяют на неполярные и полярные. Неполярные аминокислоты не имеют в своей структуре полярных группировок. Полярные аминокислоты содержат полярные группировки и подразделяются на незаряженные и заряженные. Последние в свою очередь делятся на кислые (отрицательно заряженные) и основные (положительно заряженные).

Строение, характеристика и значение протеиногенных аминокислот приведены в таблице 1.1.

Таблица 1.1 – Классификационные характеристики и биологическая роль протеиногенных аминокислот

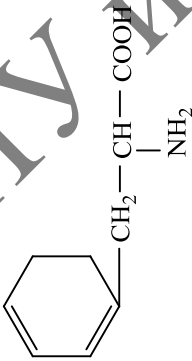
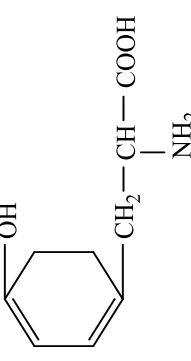
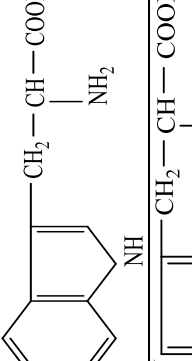
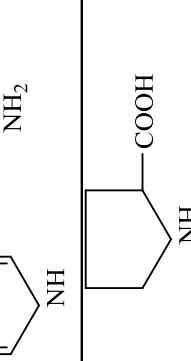
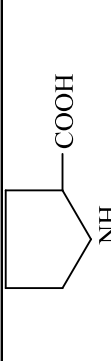
Аминокислота	Структурная формула	Классификационные характеристики	М.М.	pI	Биохимически важные функции
Глицин (Гли-; Gly-; G)	$\begin{array}{c} \text{H}_2\text{N}-\text{CH}_2-\text{COOH} \end{array}$	Ациклическая, моноаминомонокарбоновая, неполярная, заменимая	75 Да	5,97	Синтез белков, глутатиона, пуриновых оснований, порфиринов, глюкозы, гликогена, серина, креатина, гиппуровой кислоты, гликолевой кислоты
$\alpha$ -Аланин (Ала-; Ala-; A)	$\begin{array}{c} \text{H}_3\text{C}-\text{CH}-\text{COOH} \\   \\ \text{NH}_2 \end{array}$	Ациклическая, моноаминомонокарбоновая, неполярная, заменимая	89 Да	6,02	Синтез белков, глюкозы, гликогена
Серин (Сер-; Ser-; S)	$\begin{array}{c} \text{H}_2\text{C}-\text{CH}-\text{COOH} \\   \quad   \\ \text{OH} \quad \text{NH}_2 \end{array}$	Ациклическая, моноаминомонокарбоновая, полярная, незаряженная, заменимая	105 Да	5,68	Синтез белков, глицина, глюкозы, гликогена, этаноламина, фосфатидов
Цистеин (Цис-; Cys-; C)	$\begin{array}{c} \text{H}_2\text{C}-\text{CH}-\text{COOH} \\   \quad   \\ \text{SH} \quad \text{NH}_2 \end{array}$	Ациклическая, моноаминомонокарбоновая, полярная, незаряженная, заменимая	121 Да	5,02	Синтез белков, глутатиона, глюкозы, гликогена, таурина, аминотрансферазы, коэнзима А
Метионин (Мет-; Met-; M)	$\begin{array}{c} \text{H}_2\text{C}-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{COOH} \\   \quad   \\ \text{S}-\text{CH}_3 \quad \text{NH}_2 \end{array}$	Ациклическая, моноаминомонокарбоновая, неполярная, незаменимая	149 Да	5,75	Синтез белков, глюкозы, гликогена, цистина, адреналина, холина, креатина
Треонин (Тре-; Thr-; T)	$\begin{array}{c} \text{H}_3\text{C}-\text{CH}-\text{CH}-\text{COOH} \\   \quad   \\ \text{OH} \quad \text{NH}_2 \end{array}$	Ациклическая, моноаминомонокарбоновая, полярная, незаряженная, незаменимая	119 Да	6,53	Синтез белков, глюкозы, гликогена, глицина

Продолжение таблицы 1.1

Валин (Val-; Val-; V)	$\begin{array}{c} \text{H}_3\text{C}-\text{CH}-\text{CH}-\text{COOH} \\   \quad   \\ \text{CH}_3 \quad \text{NH}_2 \end{array}$	Ациклическая, моноаминомонокарбоновая, неполярная, незаменимая	117 Да	5,97	Синтез белков, глюкозы, гликогена
Лейцин (Leu-; Leu-; L)	$\begin{array}{c} \text{H}_3\text{C}-\text{CH}-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{COOH} \\   \quad   \\ \text{CH}_3 \quad \text{NH}_2 \end{array}$	Ациклическая, моноаминомонокарбоновая, неполярная, незаменимая	131 Да	5,97	Синтез белков, кетоновых тел
Изолейцин (Ile-; Ile-; I)	$\begin{array}{c} \text{H}_3\text{C}-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{CH}-\text{COOH} \\   \quad   \\ \text{CH}_3 \quad \text{NH}_2 \\ \text{CH}_3 \end{array}$	Ациклическая, моноаминомонокарбоновая, неполярная, незаменимая	131 Да	5,97	Синтез белков, глюкозы, гликогена, кетоновых тел
Лизин (Lys-; Lys-; K)	$\begin{array}{c} \text{H}_2\text{C}-(\text{CH}_2)_3-\text{CH}-\text{COOH} \\   \quad   \\ \text{NH}_2 \quad \text{NH}_2 \end{array}$	Ациклическая, диаминомонокарбоновая, полярная, основная, незаменимая	146 Да	9,74	Синтез белков, глюкозы, гликогена, кетоновых тел
Аргинин (Arg-; Arg-; R)	$\begin{array}{c} \text{H}_2\text{N}-\text{C}-\text{NH}-(\text{CH}_2)_3-\text{CH}-\text{COOH} \\    \quad   \\ \text{NH} \quad \text{NH}_2 \end{array}$	Ациклическая, диаминомонокарбоновая, полярная, основная, условно заменимая	174 Да	10,76	Синтез белков, глюкозы, промежуточный метаболит орнитинового цикла синтеза мочевины
Аспарагиновая кислота (Asp-; Asp-; D)	$\begin{array}{c} \text{HOOC}-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{COOH} \\   \\ \text{NH}_2 \end{array}$	Ациклическая, моноаминодикарбоновая, полярная, кислая, заменимая	133 Да	2,97	Синтез белков, глюкозы, гликогена, пиримидиновых оснований нуклеиновых кислот, нейтрализация аммиака
Аспарагин (Asn-; Asn-; N)	$\begin{array}{c} \text{O}=\text{C}-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{COOH} \\   \quad   \\ \text{NH}_2 \quad \text{NH}_2 \end{array}$	Ациклическая, полярная, незаряженная, заменимая	132 Да	5,41	Синтез белков, глюкозы, гликогена, нейтрализация аммиака
Глутаминовая кислота (Glu-; Glu-; E)	$\begin{array}{c} \text{HOOC}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{COOH} \\   \\ \text{NH}_2 \end{array}$	Ациклическая, моноаминодикарбоновая, полярная, кислая, заменимая	147 Да	3,22	Синтез белков, глюкозы, гликогена, глутатиона, нейтрализация аммиака



Окончание таблицы 1.1

Глутамин (Глн-; Gln-; Q)	$\begin{array}{c} \text{O} = \text{C} - \text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \text{CH} - \text{COOH} \\   \qquad \qquad   \\ \text{NH}_2 \qquad \qquad \text{NH}_2 \end{array}$	Ациклическая, полярная, незаряженная, заменимая	146 Да	5,65	Синтез белков, глюкозы, гликогена, пуриновых оснований нуклеиновых кислот, нейтрализация аммиака
Фенилаланин (Фен-; Phe-; F)		Ароматическая, моноаминомонокарбоновая, неполярная, незаменимая	165 Да	5,98	Синтез белков, глюкозы, гликогена, тирозина, кетоновых тел
Тирозин (Тир-; Tyr-; Y)		Ароматическая, моноаминомонокарбоновая, полярная, незаряженная, заменимая	181 Да	5,65	Синтез белков, глюкозы, гликогена, кетоновых тел, тироксина, триптофанина, адреналина, нор-адреналина, меланина, дофамина
Триптофан (Трп-; Trp-; W)		Гетероциклическая, моноаминомонокарбоновая, неполярная, незаменимая	204 Да	5,88	Синтез белков, глюкозы, гликогена, кетоновых тел, НАД, серотонина, гетероауксина
Гистидин (Гис-; His-; H)		Гетероциклическая, моноаминомонокарбоновая, полярная, основная, условно заменимая	155	7,59	Синтез белков, глюкозы, гликогена, гистамина
Пролин (Про-; Pro-; P)		Гетероциклическая, неполярная, заменимая	115	6,10	Синтез белков, глюкозы, гликогена

Примечание – М. М. – молекулярная масса; рI – изоэлектрическая точка.

### Стереохимия аминокислот

Аминокислоты, имеющие в своей структуре ассиметричные атомы углерода (C\*), существуют в виде стереоизомеров.

Принадлежность аминокислоты к D- или L-ряду определяется путем сравнения с конфигурацией ассиметричного атома углерода D- или L-глицеринового альдегида, принятого за эталон (рисунок 1.1).

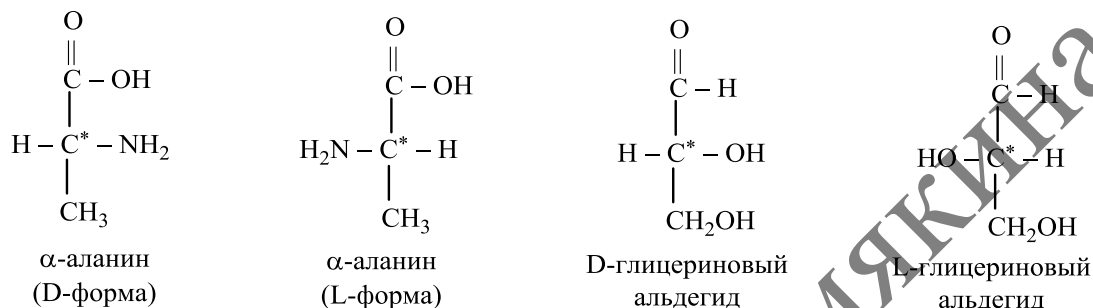


Рисунок 1.1 – Энтантимеры α-аланина и глицеринового альдегида

D- и L-форма α-аланина являются зеркальными изомерами (оптическими антиподами, энантиомерами).

Большинство природных аминокислот относятся к L-ряду. Такие аминокислоты входят в состав белков и называются *протеиногенными*.

### Химические свойства аминокислот

Для аминокислот характерны реакции, протекающие по карбоксильной группе (как для карбоновых кислот) и по аминогруппе (как для аминов).

Аминокислоты обладают амфотерными свойствами, т. е. в кислой среде проявляют свойства оснований, а в щелочной среде – свойства кислот (рисунок 1.2).

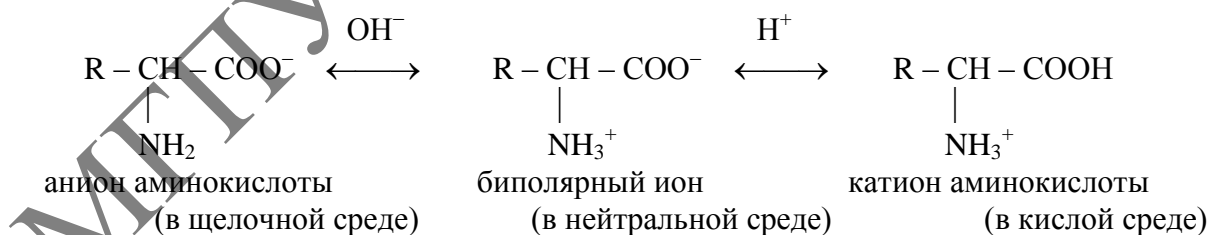


Рисунок 1.2 – Амфотерные свойства аминокислот

Для каждой аминокислоты существует своя *изоэлектрическая точка* (pI), т. е. реакция среды (pH) при которой суммарный заряд равен нулю. При значении pH раствора, меньшем чем изоэлектрическая точка, аминокислота имеет положительный заряд. Если значение pH превышает показатель pI, заряд аминокислоты будет отрицательным (таблица 1.2).

Таблица 1.2 – Заряд аминокислот при различных значениях pH среды

pH < pI	pH = pI	pH > pI
Заряд > 0 (положительный)	Заряд равен 0	Заряд < 0 (отрицательный)
$\begin{array}{c} \text{R} - \text{CH} - \text{COOH} \\   \\ \text{NH}_3^+ \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{R} - \text{CH} - \text{COO}^- \\   \\ \text{NH}_3^+ \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{R} - \text{CH} - \text{COO}^- \\   \\ \text{NH}_2 \end{array}$

Амфотерные свойства аминокислот лежат в основе буферного действия белков.

### Специфические свойства аминокислот

При взаимодействии α-аминокислот образуются *пептиды* (рисунки 1.3 и 1.4). *Пептидная связь* участвует в формировании *первичной структуры* белков и пептидов.

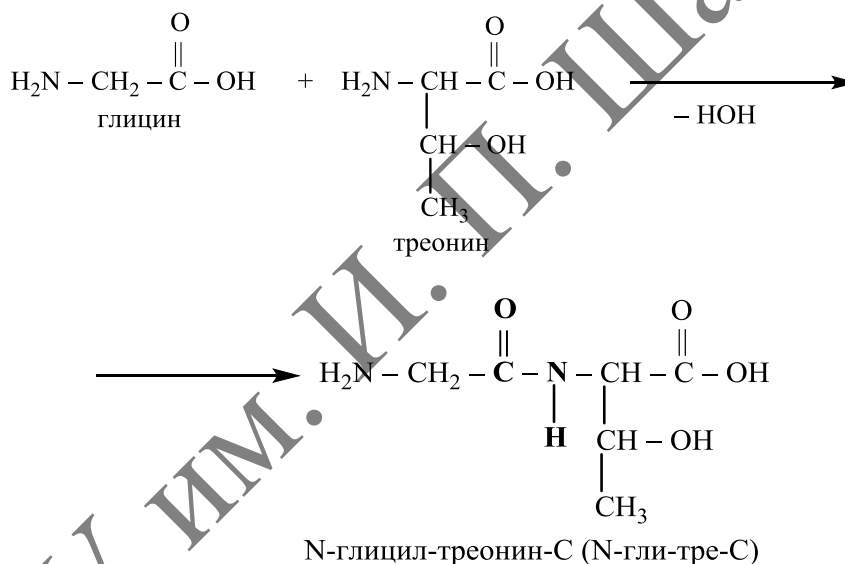


Рисунок 1.3 – Образование пептидной связи при взаимодействии аминокислот

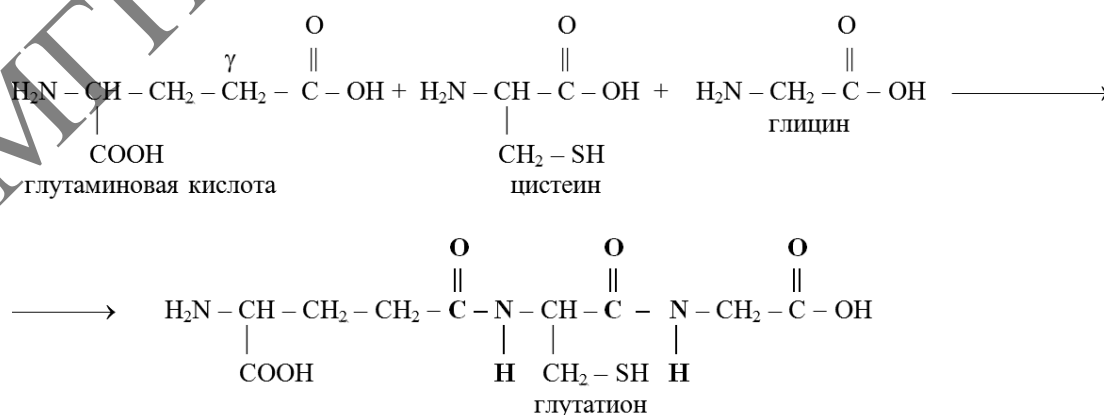


Рисунок 1.4 – Схема образования трипептида глутатиона

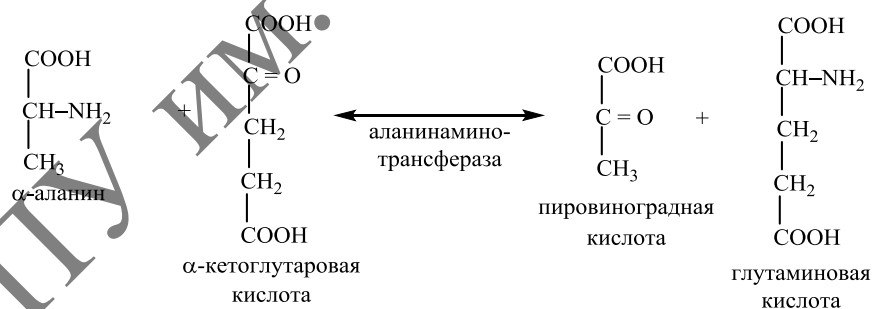
*Дезаминирование аминокислот* – это отщепление от аминокислот аминогруппы в виде аммиака. Существует несколько типов дезаминирования аминокислот. Наиболее распространенным видом дезаминирования в организме человека и животных является *окислительное дезаминирование* глутаминовой кислоты (рисунок 1.5).



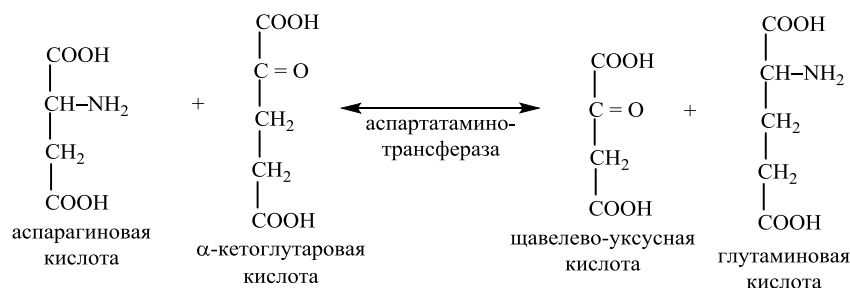
**Рисунок 1.5 – Схема окислительного дезаминирования глутаминовой кислоты**

В ходе *трансаминирования* осуществляется перенос аминогруппы от аминокислоты на кетокислоту с образованием новой amino- и новой кетокислоты (рисунки 1.6 и 1.7).

В организме животных и человека этот процесс протекает при участии ферментов аминотрансфераз (трансаминаз) и является одним из путей синтеза заменимых аминокислот. Наиболее активными из указанной группы ферментов являются аланинаминотрансфераза (АлТ; АлАТ), используемая в диагностике патологий печени, и аспартатаминотрансфераза (АсТ; АсАТ), активность которой в крови повышается при инфаркте миокарда и хроническом гепатите.



**Рисунок 1.6 – Схема трансаминирования с участием аланинаминотрансферазы**



**Рисунок 1.7 – Схема трансаминирования с участием аспартатаминотрансферазы**

Декарбоксилирование аминокислот сопровождается образованием  $\text{CO}_2$  и биогенных аминов. В организме человека и животных данный процесс обеспечивают ферменты декарбоксилазы аминокислот (рисунки 1.8 и 1.9).

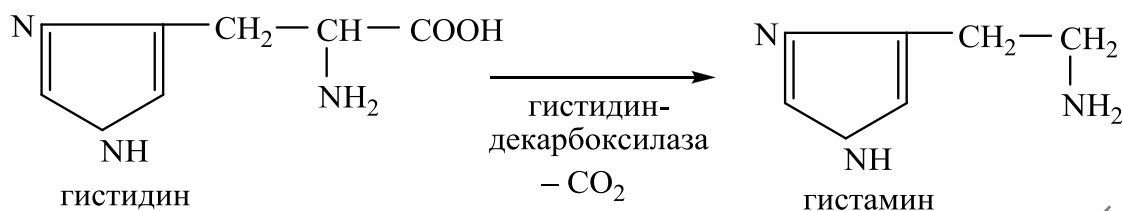


Рисунок 1.8 – Схема декарбоксилирования гистидина

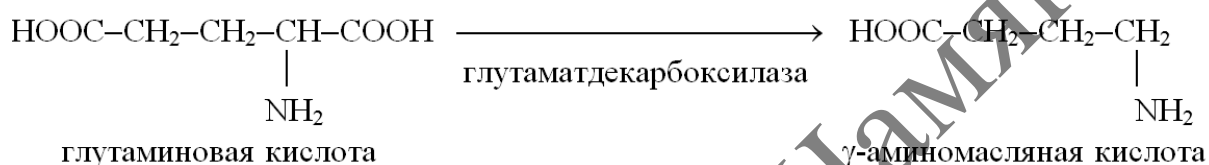


Рисунок 1.9 – Схема декарбоксилирования глутаминовой кислоты

Для открытия в биологических объектах и количественного определения аминокислот часто используют их реакцию с нингидрином. На 1-й стадии в результате окислительного дезаминирования аминокислоты образуется восстановленный нингидрид с параллельным декарбоксилированием аминокислоты (рисунок 1.10).

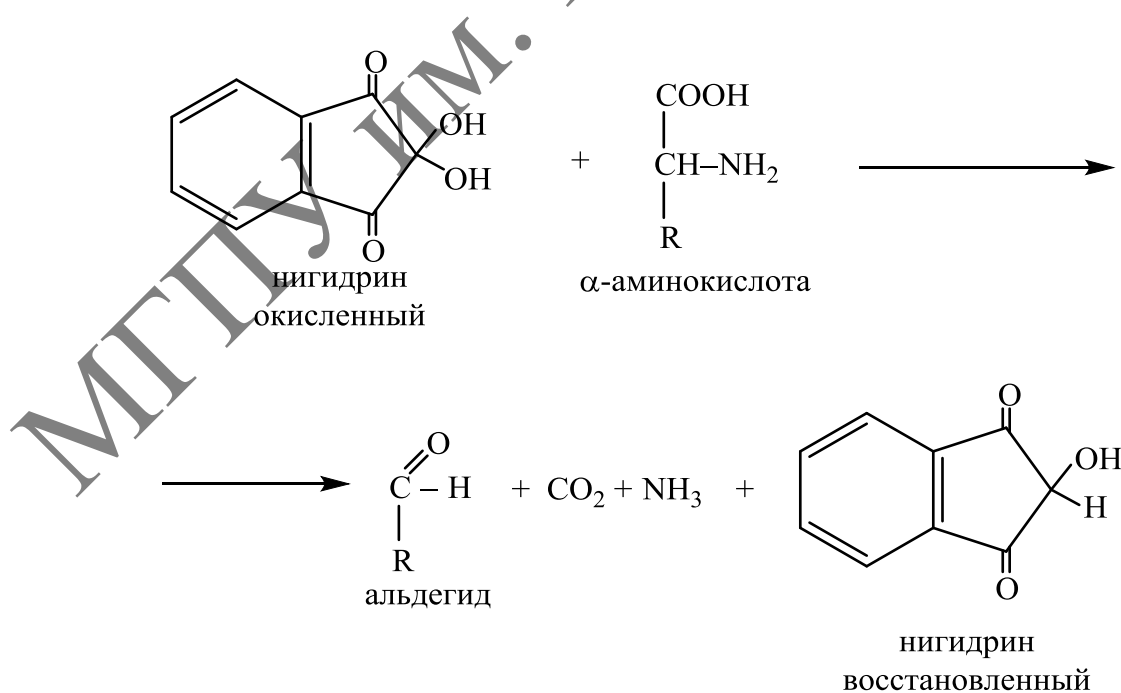


Рисунок 1.10 – Образование восстановленного нингидрина

В дальнейшем образовавшийся аммиак реагирует с эквимольными количествами окисленного и восстановленного нингидрина с образованием продукта реакции сине-фиолетового цвета (пурпур Руэмана; рисунок 1.11).

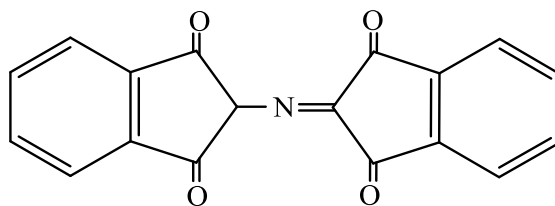


Рисунок 1.11 – Структурная формула пурпура Руэмана

Интенсивность окраски данного соединения при 570 нм пропорциональна количеству аминокислоты.

Для обнаружения отдельных аминокислот используются специфические реакции, основанные на использовании определенных реагентов (таблица 1.3).

Таблица 1.3 – Реакции, используемые для идентификации аминокислот

Определяемая аминокислота	Реакция	Реактивы для обнаружения аминокислоты	Окраска раствора
Тирозин	Миллона	Нитрат ртути (I) в азотной кислоте в присутствии азотистой кислоты	Красная
Фенилаланин, тирозин	Ксанто-протеиновая	Концентрированная азотная кислота при кипячении	Желтая
Триптофан	Эрлиха	<i>n</i> -Диметиламинобензальдегид в концентрированной хлористоводородной кислоте	Синяя
Аргинин	Сакагучи	$\alpha$ -Нафтол и гипохлорит натрия	Красная
Цистеин	Нитро-пруссидная	Нитропруссид натрия в разбавленном растворе аммиака	Красная
Гистидин, тирозин	Паули	Диазотированная сульфаниловая кислота в щелочном растворе	Красная
Тирозин	Фолина-Чокалтеу	Фосфомолибденово-вольфрамовая кислота	Синяя

## ТЕМА 2. БЕЛКИ

**Белки** представляют собой высокомолекулярные азотсодержащие органические соединения, состоящие из остатков  $\alpha$ -L-аминокислот, соединенных пептидными связями в определенной последовательности в полипептидной цепи.

Среднее содержание белков в организме взрослого человека составляет 16 % – 20 %. Белки выполняют ряд жизненно важных функций, основные из которых приведены в таблице 2.1.

Таблица 2.1 – Функции белков и их характеристика

Функции белков	Характеристика
Строительная	Белки входят в состав клеточных структур
Каталитическая	Ферменты являются веществами белковой природы. Они ускоряют протекание химических реакций, лежащих в основе жизнедеятельности живых организмов
Защитная	Иммуноглобулины (антитела) вырабатываются в ответ на поступление в организм антигенов. Защитные функции также выполняют белки системы свертывания крови, интерфероны, лизоцим, интерлейкины, белки системы комплемента
Гормональная	Ряд гормонов являются соединениями белковой или полипептидной природы. К ним относятся гормоны гипоталамуса, гипофиза, паращитовидных желез, поджелудочной железы
Регуляторная	Протамины и гистоны стабилизируют пространственную структуру ДНК. Белки шапероны облегчают формирование вторичной и третичной структуры других белков, участвуют в процессах репарации или элиминации неправильно свернутых или денатурированных белков
Транспортная	Альбумины и глобулины плазмы крови участвуют в переносе различных веществ. Транслоказы осуществляют обмен компонентами между различными частями (компартаментами) клетки
Сократительная	Актин и миозин участвуют в процессах мышечного сокращения
Рецепторная	Находятся в мембранах клетки, могут быть в растворенном состоянии. Взаимодействуют с сигнальными молекулами

При недостатке углеводов и липидов белки могут выполнять энергетические функции. При окислении 1 г белка высвобождается 4,1 ккал (17, 14 кДж) энергии.

### *Строение белков*

В зависимости от количества полипептидных цепей (субъединиц) различают мономерные и олигомерные белки.

Мономерные белки содержат одну субъединицу, олигомерные белки – две и более.

Мономерные белки имеют первичную, вторичную и третичную структуры, олигомерные – также и четвертичную.

*Первичная структура белка* представляет собой определенное количество аминокислот и определенную их последовательность в полипептидной цепи (рисунок 2.1). Основной тип связи – *пептидная*. Данная структура белков детерминирована генетически. Каждый индивидуальный белок характеризуется своей первичной структурой.

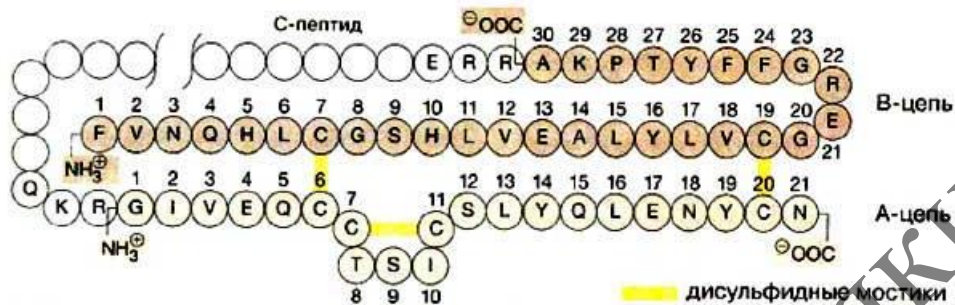


Рисунок 2.1 – Первичная структура белка проинсулина [9]

*Вторичная структура* – укладка полипептидной цепи в определенную конформацию. Такой процесс происходит не хаотично, а в соответствии с программой, заложенной в первичной структуре.

Известны три основных типа вторичной структуры:  $\alpha$ -спираль,  $\beta$ -складчатая структура и беспорядочный клубок.

Наиболее вероятным типом строения глобулярных белков согласно исследованиям американских химиков Лайнуса Полинга и Роберта Кори принято считать  $\alpha$ -спираль (рисунок 2.2).

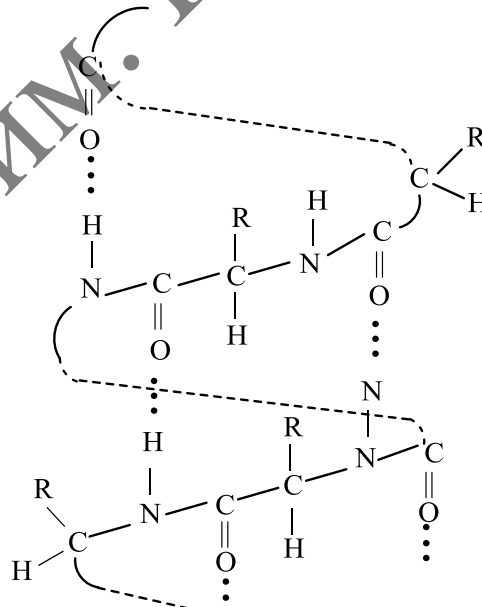


Рисунок 2.2 –  $\alpha$ -Спиральная конформация полипептидной цепи

Закручивание полипептидной цепи происходит по часовой стрелке (правый ход спирали), что обусловлено L-аминокислотным составом



природных белков. На каждый виток спирали приходится 3,6 аминокислотных остатка. Шаг спирали составляет 0,54 нм, диаметр – 0,5 нм, на один аминокислотный остаток приходится 0,15 нм. Угол подъема спирали равен  $26^\circ$ . Плоскости двух соседних пептидных групп располагаются под углом  $108^\circ$ , а боковые радикалы  $\alpha$ -аминокислот находятся на наружной стороне спирали. Через 5 витков спирали (18 аминокислотных остатков) структурная конфигурация полипептидной цепи повторяется. Период повторяемости (идентичности)  $\alpha$ -спиральной структуры составляет 2,7 нм.

Вторичную структуру белка стабилизируют водородные связи. Они ориентированы вдоль спирали, соединяя ее витки. Водородная связь является нековалентной и характеризуется малой прочностью. Для ее разрыва необходимо затратить всего 6,3 кДж/моль. Однако в белковой молекуле количество водородных связей велико и в сумме они обеспечивают компактность и стабильность спиральной структуры. Водородные связи образуются между атомом кислорода карбонильной группы каждого первого и атомом водорода NH-группы каждого пятого  $\alpha$ -аминокислотных остатков и направлены практически параллельно оси  $\alpha$ -спирали.

Каждый белок характеризуется определенной степенью спирализации полипептидной цепи. В белковой молекуле  $\alpha$ -спиральные участки чередуются с линейными. Например, в гемоглобине полипептидные цепи спирализованы на 75 %, в инсулине – на 52 %, в лизоциме – на 42 %, в пепсине – на 30 %.

Конфигурации полипептидных цепей в фибриллярных белках имеют  $\beta$ -структуру. В этом случае 2 или более полипептидные цепи, расположенные чаще всего антипараллельно (рисунок 2.3), связываются между собой водородными связями между NH- и CO-группами соседних цепей. В результате образуется структура типа складчатого слоя.

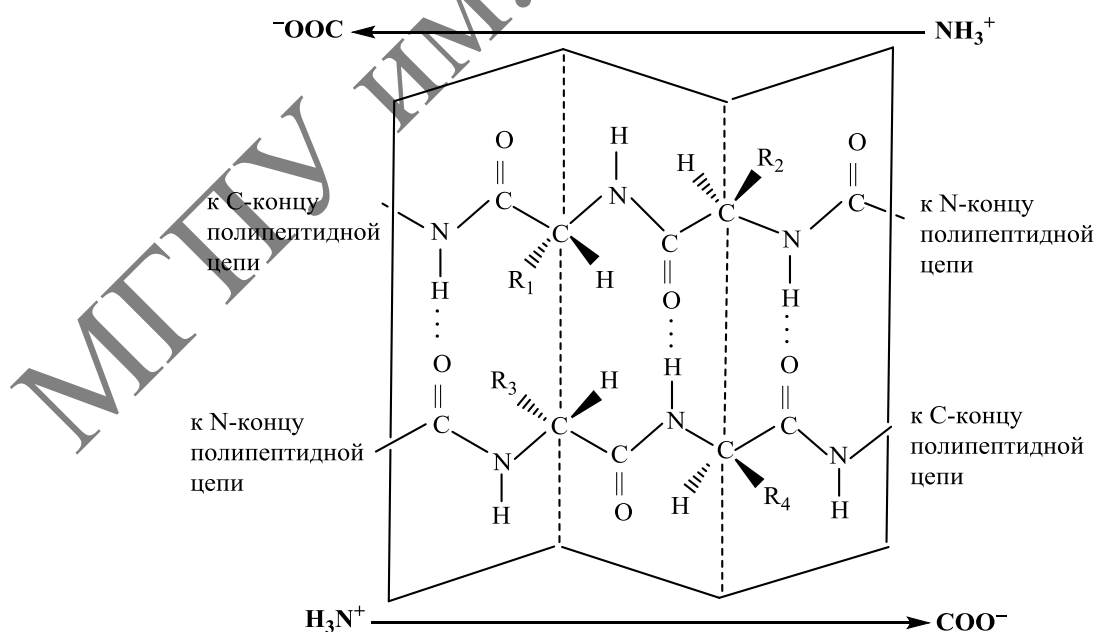


Рисунок 2.3 – Вторичная структура полипептидной цепи (антипараллельный  $\beta$ -складчатый лист)

Некоторые участки полипептидной цепи не имеют какой-либо определенной пространственной организации – их обозначают как *беспорядочный клубок*.

*Третичная структура белка* представляет собой определенную пространственную ориентацию полипептидной цепи. Все биологические свойства белков (структурные, каталитические, регуляторные, защитные и др.) связаны с сохранностью их третичной структуры, которую принято называть *нативной конформацией*. Различные физические или химические воздействия, приводящие к нарушению этой конформации, сопровождаются частичной или полной потерей белком его биологических функций.

По форме молекулы и особенностям пространственной структуры различают *глобулярные* и *фибриллярные* белки. Форма глобулярных белков близка к сферической или эллипсоидной. Фибриллярные белки имеют удлиненную форму и могут образовывать многомолекулярные нитевидные агрегаты. Они не растворимы в воде и выполняют в основном опорные функции. Глобулярные белки более разнообразны по своим функциям. Существенные различия между глобулярными и фибриллярными белками отмечаются и по физико-химическим свойствам.

В формировании третичной структуры важную роль играют водородные, ионные, гидрофобные взаимодействия и дисульфидные связи (рисунки 2.4–2.7).

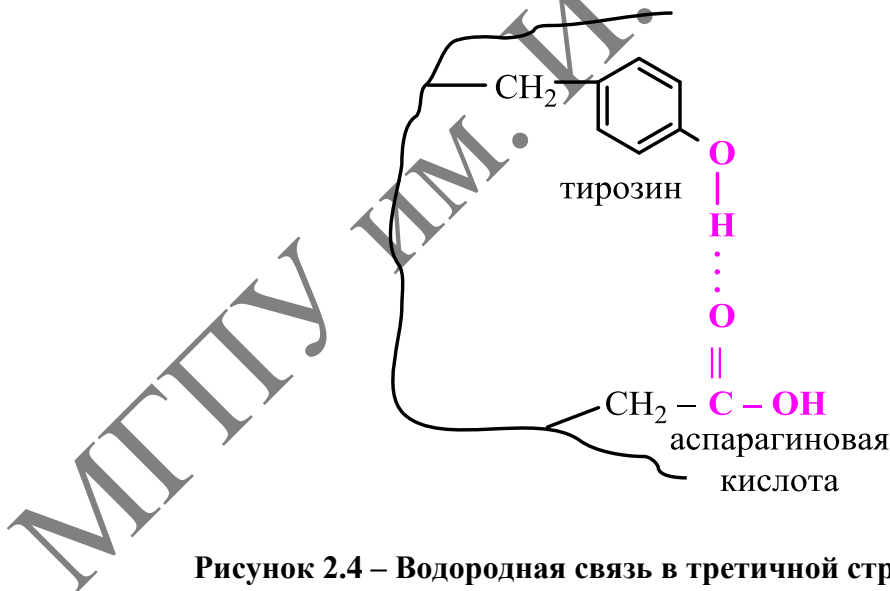
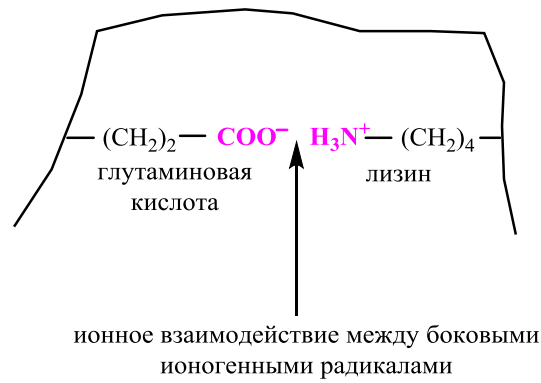


Рисунок 2.4 – Водородная связь в третичной структуре белка

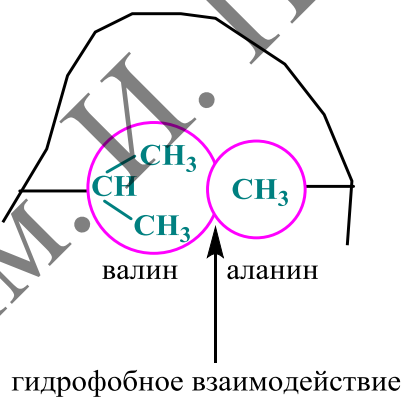
Ионные взаимодействия возникают между ионогенными радикалами аминокислот. С одной стороны, это свободные карбоксильные группы аспарагиновой и глутаминовой кислот, а с другой – свободные аминогруппы лизина и аргинина. Энергия таких связей может достигать величины 42 кДж/моль. В то же время количество таких связей в белковой молекуле невелико.



**Рисунок 2.5 – Ионная связь в третичной структуре белковой молекулы**

Гидрофобные взаимодействия обусловлены Вандерваальсовыми силами притяжения между неполярными радикалами аминокислотных остатков. У глобулярных белков большая часть гидрофобных групп расположена внутри молекулы, а на внешней поверхности находятся полярные группы.

В создании третичной структуры большое значение принадлежит ковалентной дисульфидной связи. Она образуется между цистеиновыми остатками одной или разных полипептидных цепей.

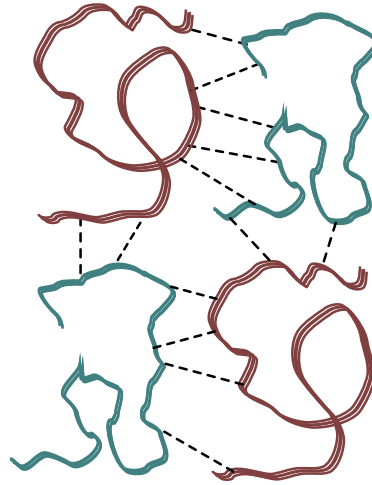


**Рисунок 2.6 – Гидрофобная связь в третичной структуре молекулы белка**



**Рисунок 2.7 – Дисульфидная связь в третичной структуре белковой молекулы**

Под *четвертичной структурой* белка понимают способ пространственной укладки его полипептидных цепей (субъединиц) и образование единого в структурном и функциональном отношениях макромолекулярного образования (рисунок 2.8).



**Рисунок 2.8 – Схема образования четвертичной структуры молекулы белка**

Белки, имеющие четвертичную структуру, называются *олигомерными*. Каждая отдельно взятая полипептидная цепь олигомерного белка имеет свою первичную, вторичную и третичную структуру, но, как правило, не обладает функциональной активностью. Эту способность белок приобретает только после пространственного объединения входящих в его состав субъединиц за счет нековалентных связей.

### **Физико-химические свойства белков**

Высокая молекулярная масса белков придает их растворам свойства коллоидных систем: 1) характерные оптические свойства (опалесценция и способность рассеивать лучи видимого света); 2) малая скорость диффузии; 3) неспособность проникать через полупроницаемые мембраны; 4) высокая вязкость растворов; 5) способность к образованию гелей.

С коллоидным состоянием белков связано явление светорассеяния, лежащее в основе количественного определения белков методом *нефелометрии*.

В силу больших размеров белки не способны к *диализу*, т. е. они не проникают через полупроницаемые мембраны (целлофан, пергамент, коллодий). Это свойство используется для очистки белков от низкомолекулярных примесей. Молекулы белков не проникают и через биологические мембраны животных тканей. Однако при ряде заболеваний (например, пиелонефрит) альбумины плазмы крови проходят через капсулы почечных клубочков и появляются в моче.

Неспособность белков проходить через полупроницаемые мембраны вызывает явление осмоса, а создаваемое белками осмотическое давление называется *онкотическим*.

Большинство белков растворяются в воде и образуют коллоидные растворы. Стабильность водным растворам белков придают заряд белковой молекулы и гидратная оболочка. При преобладании в белках диаминомонокарбоновых аминокислот (лизина и аргинина) они имеют положительный заряд. Если же преобладают моноаминодикарбоновые аминокислоты (аспарагиновая и глутаминовая), то белки приобретают отрицательный заряд.

Полярные группы белков, как ионогенные, так и неионогенные, способны взаимодействовать с водой и гидратироваться. Количество связанной воды может достигать 30–50 г на 100 г белка. Гидрофильных полярных групп, а соответственно и связанной воды, значительно больше на поверхности белковой молекулы, где формируется *гидратная оболочка*.

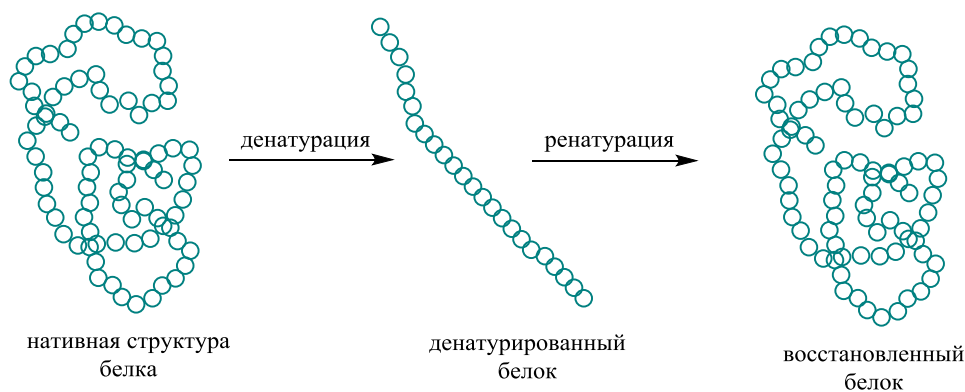
Гидрофобные белки не растворяются в воде и содержат на своей поверхности преимущественно гидрофобные радикалы аминокислот. Такие белки растворяются в липидах и содержатся преимущественно в клеточных мембранах.

Белки являются *амфотерными соединениями*. В кислой среде благодаря диссоциации свободных аминогрупп они заряжаются положительно и перемещаются в электрическом поле к катоду. В щелочной среде (диссоциируют свободные карбоксильные группы) белки имеют отрицательный заряд и передвигаются к аноду. Это свойство белков используют для их разделения методом *электрофореза*.

*Амфотерные свойства* белков лежат в основе их *буферных свойств*. В организме человека и животных имеется белковая буферная система (в плазме крови), гемоглобиновая и оксигемоглобиновая (в эритроцитах), участвующие в поддержании постоянства рН среды.

Осаждение белков под действием различных факторов называется *коагуляцией*. Одним из видов коагуляции является *высаливание*. Оно происходит при действии на белки растворов нейтральных солей (сульфата аммония, хлорида натрия и др.). Разные белки имеют различную зону высаливания, т. е. концентрацию соли для их осаждения. Например, 50%-й сульфат аммония достаточен для осаждения глобулинов, но, чтобы осадить альбумины, необходимо его концентрацию увеличить до 80%. После удаления соли (например, путем диализа) осажденный белок вновь возвращается в растворенное состояние. При этом полностью сохраняются его нативные свойства.

Под влиянием различных физических (высокая температура, давление, ультразвук, радиация) и химических факторов (действие щелочей, кислот, солей тяжелых металлов, мочевины, этанола и ряда других соединений) нарушается структура (четвертичная, третичная, вторичная), что приводит к свертыванию белка, выпадению его в осадок и потере белковой молекулой своих биологических свойств. Данное явление называется *денатурацией*. При непродолжительном действии и быстром удалении денатурирующих агентов в ряде случаев возможна *ренатурация* белка с полным восстановлением его пространственной структуры и биологической активности (рисунок 2.9).



**Рисунок 2.9 – Денатурация и ренатурация молекулы белка**

Величина рН среды, при которой суммарный заряд белка равен нулю, называется *изоэлектрической точкой* (рI). Зная аминокислотный состав белка, можно приблизительно определить его изоэлектрическую точку. Для большинства белков животных тканей рI находится в пределах 5,5–7,0. Это свидетельствует о частичном преобладании в белках кислых аминокислот (аспарагиновой и глутаминовой). В то же время в природе есть белки, у которых величины рI лежат в крайних значениях рН среды. Так, для фермента желудочного сока пепсина рI составляет 1, а для сальмина из молок семги – около 12.

В изоэлектрической точке белки не передвигаются в электрическом поле. Они неустойчивы в растворе и легко осаждаются. Изоэлектрическая точка не зависит от концентрации белка, однако на ее величину существенное влияние оказывает присутствие в растворе солей.

### **Классификация белков**

Белки классифицируют в зависимости от их аминокислотного состава, электрохимических и полярных свойств, а также структуры (таблицы 2.2 и 2.3).

**Таблица 2.2 – Классификационные критерии белков**

Группы белков	Характеристика
<i>Биологическая классификация</i>	
Полноценные белки	Содержат все незаменимые аминокислоты в достаточных количествах и в оптимальных соотношениях. Полноценными являются белки мяса, молока, рыбы, яиц
Неполноценные белки	Имеют дефицит незаменимых аминокислот. Растительные белки – неполноценные
<i>Классификация белков по электрохимическим свойствам</i>	
Поликатионные белки (основные)	Преобладают свободные аминогруппы лизина и аргинина
Полианионные белки (кислые)	Преобладают свободные карбоксильные группы аспарагиновой и глутаминовой кислот
Нейтральные белки	Число основных и кислотных групп сбалансировано

## Продолжение таблицы 2.2

<i>Классификация белков по полярным свойствам</i>	
Полярные (гидрофильные) белки	Содержат много полярных функциональных групп, хорошо растворимы в воде
Неполярные (гидрофобные) белки	Имеют много неполярных групп, практически нерастворимы в воде
Амфифильные (амфипатические) белки	Одна часть молекулы является полярной, другая – неполярной. Такие белки входят в состав клеточных мембран
<i>Структурная классификация</i>	
Простые	При гидролизе дают аминокислоты
Сложные	Состоят из небелкового компонента (простетической) группы и белковой части (апопротеина)

Таблица 2.3 – Характеристика отдельных групп простых и сложных белков

Группа белков	Характеристика
<i>Простые белки</i>	
Альбумины	Полианионные (кислые) белки. Хорошо растворимы в воде, осаждаются 80%-м раствором сульфата аммония. Регулируют онкотическое давление плазмы крови, обеспечивают транспорт многих веществ
Глобулины	Слабокислые или нейтральные белки. Слабо гидратированы. Практически нерастворимы в воде. Осаждаются 50%-м раствором сульфата аммония. $\alpha$ -, $\beta$ -глобулины выполняют транспортные функции. Иммуноглобулины, входящие в состав $\gamma$ -фракции глобулинов, участвуют в гуморальном иммунитете.
Протамины	Низкомолекулярные (М.м. 12 кДа) поликатионные (основные) белки. Хорошо растворимы в воде и не свертываются при нагревании. Стабилизируют третичную структуру ДНК и образуют хроматин
Гистоны	Тканевые поликатионные белки (М.м. 12–30 кДа). Растворимы в воде и слабых растворах кислот, осаждаются аммиаком и спиртом. Участвуют в формировании пространственной структуры ДНК и входят в состав хроматина
Проламины	Являются запасными белками злаковых культур: глиадин пшеницы и ржи, гордеин ячменя, зеин кукурузы. Богаты пролином и глутаминовой кислотой. Слабо растворимы в воде. Хорошо растворимы в 60–80%-м этиловом спирте.
Глютелины	Содержатся в семенах злаковых культур: глютеин пшеницы, оризенин овса. В своем составе содержат много глутаминовой кислоты и пролина. Нерастворимы в воде. Растворяются в слабых растворах (0,2 % – 2,0 %) щелочей
Протеиноиды	Фибриллярные белки: кератины волос, рогов, копыт, коллагены соединительной ткани, эластины связок, фиброин шелка. Нерастворимы в воде.
<i>Сложные белки</i>	
Хромопротеины	Простетическая группа – окрашенный небелковый компонент. Представители – гемопротеины (гемоглобин, миоглобин, цитохромы, каталаза, пероксидаза), флавопротеины (оксидазы аминокислот, сукцинатдегидрогеназа), ретинальпротеины (родопсин)

## Продолжение таблицы 2.3

Фосфопротеины	Простетическая группа – фосфорная кислота. Представители – казеин молока, вителлин и фосвитин яичного желтка
Гликопротеины	Простетическая группа – остатки углеводов (D-галактоза, D-манноза, D-глюкоза, L-фукоза, L-рамноза, D-ксилоза, L-арабиноза) и их производных (N-ацетилгалактозамин, N-ацетилгалактозамин, нейраминная кислота). Представители – иммуноглобулины, интерфероны, протромбин, фибриноген, трансферрин, гормоны передней доли гипофиза (тиреотропный, фолликулостимулирующий, лютеинизирующий)
Липопротеины	Простетическая группа – липидные компоненты. В плазме крови содержатся следующие группы липопротеинов: хиломикроны (ХМ), липопротеины очень низкой плотности (ЛПОНП), липопротеины низкой плотности (ЛНП), липопротеины промежуточной плотности (ЛПП), липопротеины высокой плотности (ЛПВП)
Нуклеопротеины	Дезоксирибонуклеопротеины (ДНП) в качестве простетической группы содержат ДНК, рибонуклеопротеины (РНП) – РНК. ДНП входят в состав хроматина, РНК – в структуру рибосом
Металлопротеины	Простетическая группа – ион одного или нескольких металлов. Железосодержащие металлопротеины – трансферрин, ферритин, гемосидерин, лактоферрин. Медьсодержащие металлопротеины – цитохромоксидаза, церулоплазмин. Цинксодержащий металлопротеин – карбоангидраза



## ТЕМА 3. ФЕРМЕНТЫ

**Ферменты** – это специфические белки, образующиеся в клетках живых организмов и катализирующие происходящие в них химические реакции. Учение о ферментах называется энзимологией.

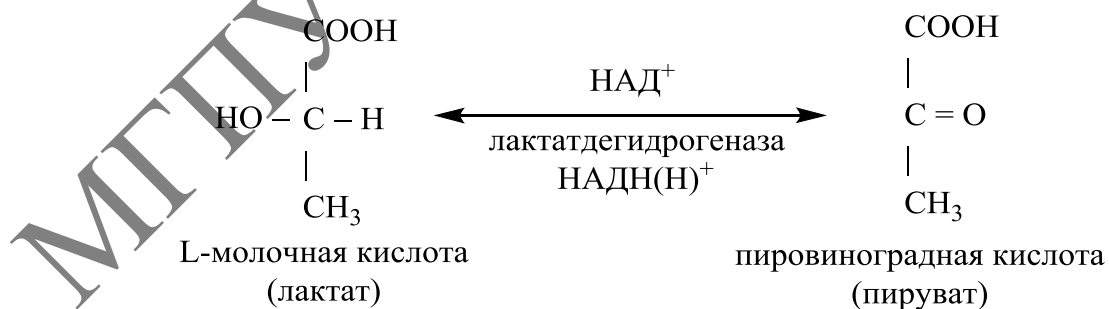
### Номенклатура ферментов

Для названия ферментов используются тривиальная, рациональная и систематическая номенклатура.

Тривиальная номенклатура употребляется для ограниченного числа ферментов (пепсин, трипсин, химотрипсин и некоторых других). Ее достоинство – краткость.

Более распространенной и употребляемой в практике является рациональная номенклатура. Название ферментов по ней складывается из корня латинского названия субстрата с прибавлением суффикса -аза (амилаза, мальтаза, лактаза и др.). В ряде случаев в названии фермента по данной номенклатуре может быть отражен тип катализируемой реакции (лактатдегидрогеназа, пируватдекарбоксилаза и др.). Достоинством этой номенклатуры является краткость, а недостатком – ограничение, а в ряде случаев и отсутствие информации о химической природе субстрата и типе реакции.

В 1961 году была принята международная (систематическая) номенклатура, названия ферментов по которой складываются из названий субстратов, типа катализируемой реакции с прибавлением суффикса -аза. Так, фермент лактатдегидрогеназа, катализирующий обратимое превращение молочной кислоты в пирувиноградную (рисунок 3.1), по данной номенклатуре называется L-лактат: НАД-оксидоредуктаза (в качестве субстратов выступают молочная кислота и кофермент НАД, а тип реакции – окислительно-восстановительная, т. е. оксидоредукция).



**Рисунок 3.1 – Схема обратимого превращения молочной кислоты в пирувиноградную под действием лактатдегидрогеназы**

Каждому ферменту по систематической номенклатуре присваивается шифр, основанный на четырехзначном десятичном коде. 1-я цифра указывает номер класса, к которому относится фермент, 2-я – номер подкласса, 3-я –

номер подподкласса и 4-я – порядковый номер фермента в подподклассе. Вначале шифра ставятся буквы КФ (классификация ферментов). Так, фермент лактатдегидрогеназа имеет шифр КФ 1.1.1.27.

Достоинство систематической номенклатуры – полная информация о химической природе субстратов и типе катализируемой ферментом реакции, а недостаток – громоздкость, поэтому она применяется в основном в научных исследованиях при первом упоминании того или иного исследуемого фермента.

### Классификация ферментов

Ферменты классифицируют в зависимости от их строения (таблица 3.1) и типа катализируемой реакции (таблица 3.2).

Таблица 3.1 – Классификация ферментов в зависимости от их строения

Группы ферментов	Характеристика
<i>По наличию небелкового компонента</i>	
Простые ферменты	Состоят только из аминокислот. Не имеют небелкового компонента
Сложные ферменты	Холоферменты. Имеют небелковый компонент (кофактор) и белковую часть (апофермент). Апофермент состоит из аминокислот. Кофактор по химической природе может быть неорганическим (представлен ионами металлов: $Zn^{2+}$ , $Mg^{2+}$ , $Fe^{2+}$ , $Cu^{2+}$ и др.) и органическим (коферментом). Различают витаминные коферменты (содержат остатки водорастворимых витаминов) и невитаминные (например, АТФ)
<i>По количеству субъединиц</i>	
Мономерные ферменты	Состоят из одной полипептидной цепи (субъединицы)
Олигомерные ферменты	Состоят из двух и более субъединиц. Олигомерные ферменты, катализирующие одну и ту же реакцию, но различающиеся по физико-химическим, каталитическим и иммунологическим свойствам, называются изоферментами. Например, тетрамерный фермент лактатдегидрогеназа (ЛДГ) представлен 5 изоферментами: ЛДГ <sub>1</sub> (содержит 4 субъединицы Н-типа); ЛДГ <sub>2</sub> (Н <sub>3</sub> М); ЛДГ <sub>3</sub> (Н <sub>2</sub> М <sub>2</sub> ); ЛДГ <sub>4</sub> (НМ <sub>3</sub> ); ЛДГ <sub>5</sub> (4 субъединицы М-типа). Широко используются в энзимодиагностике: ЛДГ <sub>1</sub> – для диагностики инфаркта миокарда; ЛДГ <sub>5</sub> – для определения патологии печени

Таблица 3.2 – Классификация ферментов по типу катализируемой реакции

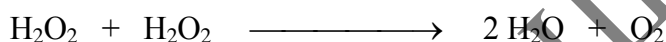
Класс ферментов	Тип катализируемой реакции
Оксидоредуктазы	Окислительно-восстановительные реакции
Трансферазы	Перенос атомных групп от молекулы-донора к молекуле-акцептору
Гидролазы	Расщепление связей в молекуле субстрата с участием воды

Продолжение таблицы 3.2

Лиазы	Отщепление группировки от субстрата негидролитическим путем. Реакции присоединения группировки к субстрату с разрывом в нем двойной связи
Изомеразы	Взаимопревращение изомеров
Лигазы	Соединение двух молекул с затратой фосфатной связи в молекуле АТФ (ГТФ)

Классы ферментов делятся на подклассы, а те в свою очередь на подподклассы. Подкласс уточняет действие фермента, так как указывает в общих чертах на природу химической группы субстрата, атакуемой ферментом. Подподкласс еще более конкретизирует действие фермента, уточняя природу атакуемой связи субстрата или природу акцептора, который участвует в реакции.

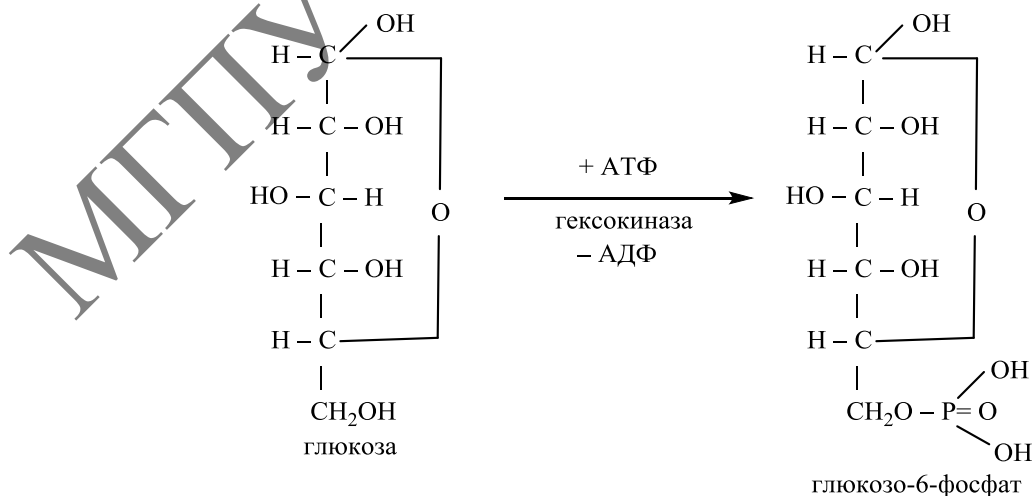
Примерами ферментов класса оксидоредуктаз являются дегидрогеназы, цитохромы, пероксидаза и каталаза (рисунок 3.2).



**Рисунок 3.2 – Схема реакции обезвреживания пероксида водорода под действием фермента каталазы**

В зависимости от характера переносимой группы среди ферментов 2-го класса выделяют аминотрансферазы, фосфотрансферазы, ацилтрансферазы, метилтрансферазы, гликозилтрансферазы.

Примером фермента из группы фосфотрансфераз является гексокиназа, катализирующая начальный этап превращения глюкозы в процессе гликолиза. Донором фосфатной группы в этом случае является АТФ, а акцептором – глюкоза (рисунок 3.3).



**Рисунок 3.3 – Схема реакции фосфорилирования глюкозы под действием фермента гексокиназы**

Важное место среди ферментов класса гидролаз занимают *пищеварительные ферменты*, участвующие в переваривании липидов (липазы), белков (пептидазы) и углеводов (гликозидазы).

*Липазы*, относящиеся к группе *эстераз*, осуществляют гидролиз сложноэфирных связей в молекулах триацилглицеролов (рисунок 3.4):

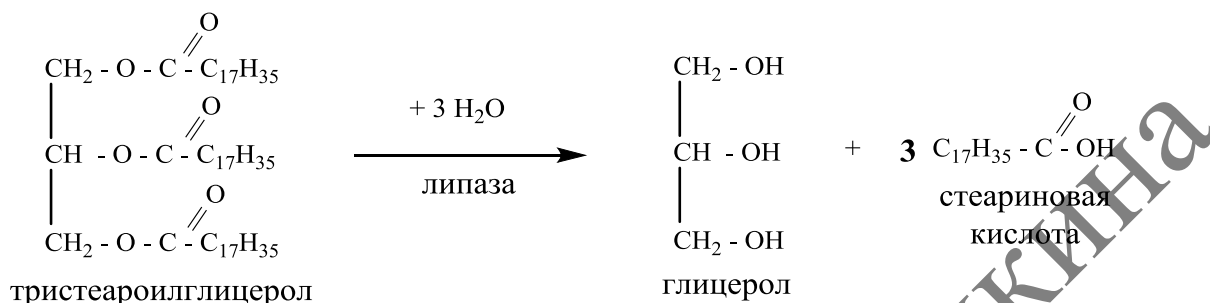


Рисунок 3.4 – Схема расщепления триацилглицерола под действием липазы

*Гликозидазы* расщепляют гликозидные связи в молекулах ди- и полисахаридов. Например, *сахараза* расщепляет сахарозу на α-D-глюкозу и β-D-фруктозу, *амилаза* расщепляет крахмал до мальтозы.

Ферменты *пептидазы* осуществляют гидролиз пептидных связей в молекулах белков и пептидов (рисунок 3.5):

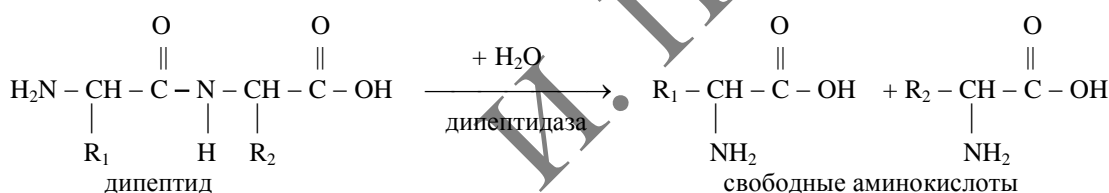


Рисунок 3.5 – Схема расщепления дипептида при участии фермента дипептидазы

Пируватдекарбоксилаза и фумаратгидратаза относятся к ферментам класса *лиаз*. Пируватдекарбоксилаза обеспечивает декарбоксилирование пировиноградной кислоты (рисунок 3.6) в процессе спиртового брожения углеводов, а фумаратгидратаза катализирует присоединение воды к фумаровой кислоте (рисунок 3.7) в цикле трикарбоновых кислот.

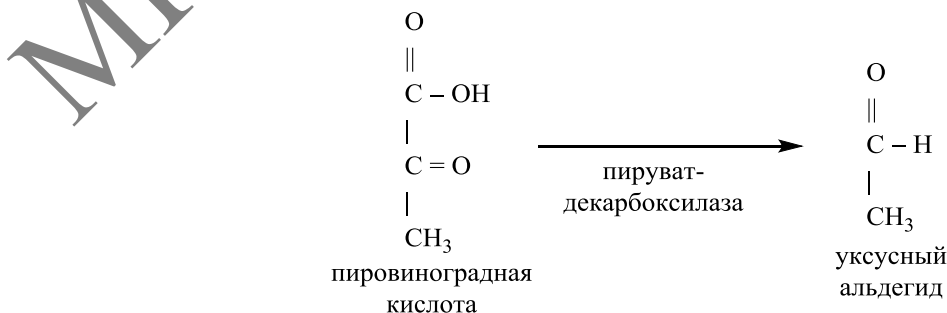


Рисунок 3.6 – Схема реакции декарбоксилирования пировиноградной кислоты

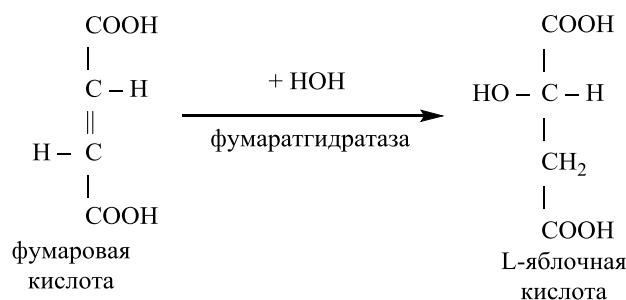


Рисунок 3.7 – Схема фумаратгидратазной реакции

Триозофосфатизомераза, относящаяся к 5-му классу ферментов, катализирует один из этапов гликолиза, в ходе которого дигидроксиацетонфосфат превращается в глицеральдегид-3-фосфат (рисунок 3.8).

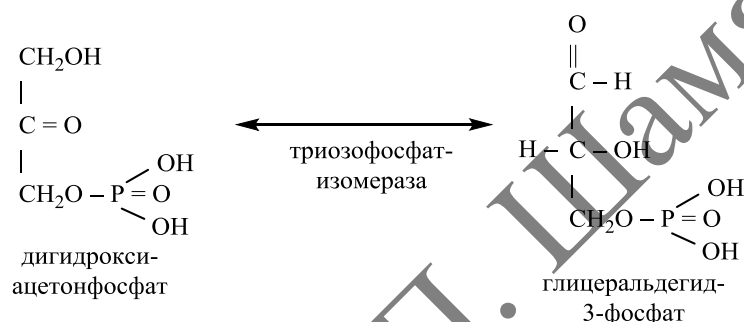


Рисунок 3.8 – Схема триозофосфатизомеразной реакции

Превращение пировиноградной кислоты в щавелево-уксусную протекает с затратой энергии фосфатной связи молекулы АТФ и является необходимым этапом процесса глюконеогенеза. Данную реакцию катализирует фермент класса лигаз – пируваткарбоксилаза (рисунок 3.9).

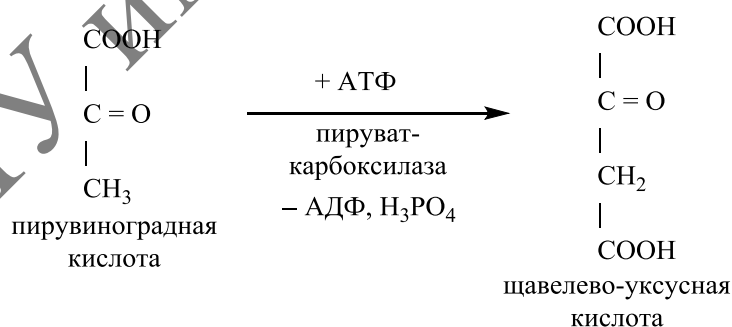


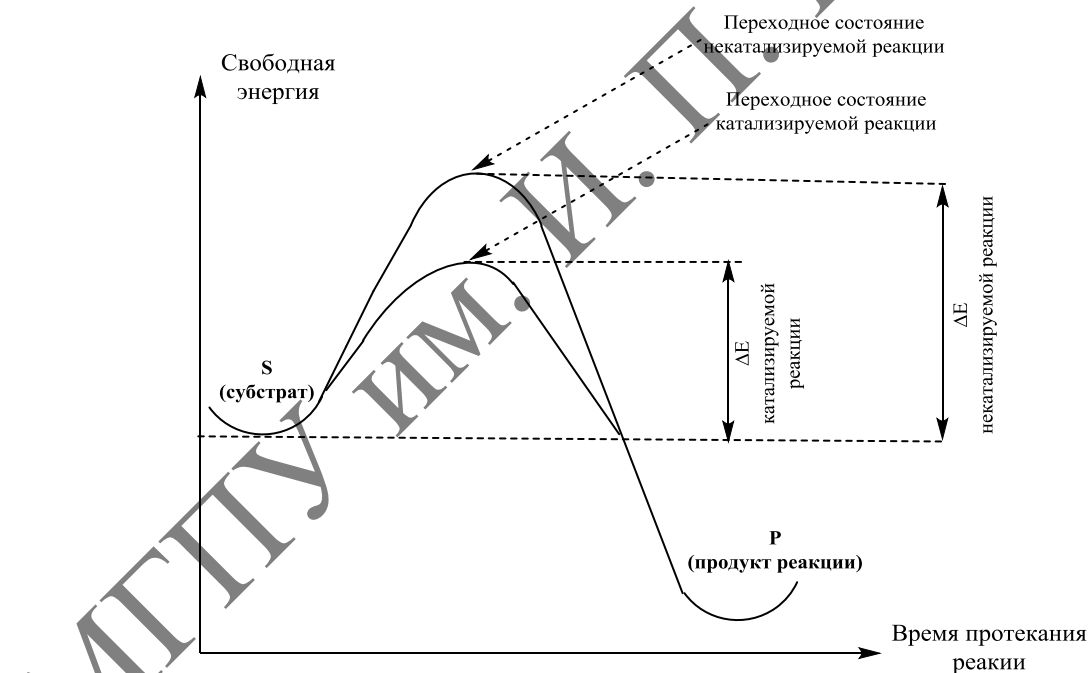
Рисунок 3.9 – Схема реакции карбоксилирования пировиноградной кислоты

### Механизм действия ферментов

Вероятность протекания химической реакции определяется разницей между свободной энергией исходных веществ и продуктов реакции. Если она больше у исходных веществ, то возможно самопроизвольное течение реакции. Скорость ее зависит от *энергетического барьера*, который необходимо преодолеть реагирующим веществам.

*Энергетический барьер* – это разница между средней энергией реагирующих молекул и минимальной энергией, необходимой для протекания химической реакции. Высота энергетического барьера неодинакова для разных реакций. В обычных условиях небольшая часть молекул обладает достаточной энергией для преодоления такого барьера. *Дополнительное количество энергии, которое нужно сообщить молекулам 1 моль вещества для перевода их в реакционноспособное состояние при данной температуре, называется энергией активации.* В любой химической реакции существует переходное состояние, которое характеризуется высокой свободной энергией и определяется как состояние взаимодействующих молекул, соответствующее вершине энергетического барьера. *Чем выше энергия активации, тем выше высота энергетического барьера и тем ниже скорость реакции.* Связывание реагирующих веществ с катализатором приводит к появлению нового переходного состояния, характеризующегося меньшей энергией активации по сравнению с переходным состоянием некатализируемой реакции (рисунок 3.10).

Ферменты, как и небиологические катализаторы, обеспечивают катализ только энергетически возможных реакций, не расходуются в процессе реакции, ускоряют наступление ее равновесия и не смещают его.



**Рисунок 3.10 – Энергетический барьер катализируемой и некатализируемой реакций**

В то же время для ферментов характерен ряд особенностей, что связано с их белковой природой:

1. *Скорость ферментативного катализа намного выше, чем небиологического.* Так фермент карбоангидраза за 1 секунду способен гидратировать  $10^5$  молекул  $\text{CO}_2$  с образованием угольной кислоты. Скорость данной реакции в отсутствие фермента в  $10^7$  раз ниже.

2. Ферменты обладают высокой специфичностью действия. Если фермент обеспечивает превращение только одного субстрата, то он обладает абсолютной специфичностью (например, уреаза расщепляет только мочевину). В том случае, когда фермент действует на несколько сходных по строению субстратов, то он обладает относительной специфичностью (например, алкогольдегидрогеназа катализирует окисление одноатомных спиртов, а фермент пепсин расщепляет определенные пептидные связи в белках как растительного, так и животного происхождения).

3. Ферменты функционируют в «мягких» условиях (при обычном давлении, температуре тела и рН, близкому к нейтральной среде).

4. Активность ферментов регулируется. Ряд ферментов синтезируется в неактивной форме и переходит в активное состояние в физиологически соответствующих месте и времени. Например, неактивный пепсиноген при отщеплении от него полипептида под действием соляной кислоты в желудке превращается в пепсин. Трипсиноген, образующийся в поджелудочной железе, активируется в тонком кишечнике в присутствии энтеропептидазы с образованием активного трипсина вследствие отщепления гексапептида.

5. Скорость ферментативного катализа прямопропорциональна количеству фермента.

Большую роль в развитии представлений о механизме действия ферментов сыграли классические работы Леонора Михаэлиса и Мод Ментен, развивших положение о фермент-субстратных комплексах.

Процесс ферментативного катализа можно описать следующей схемой (рисунок 3.11):



Рисунок 3.11 – Стадии процесса ферментативного катализа

На 1-й стадии, обычно непродолжительной по времени, происходит связывание субстрата с активным центром фермента с образованием фермент-субстратного комплекса ES. Пространственная структура активного центра должна быть стереохимически комплементарна субстрату (рисунок 3.12).

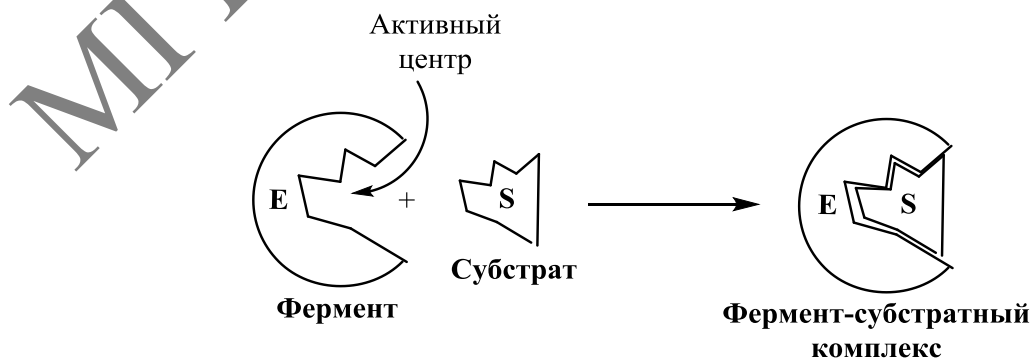


Рисунок 3.12 – Взаимодействие субстрата с ферментом по принципу комплементарности (модель «ключ-замок»)

Активный центр некоторых ферментов представляет собой нежесткую структуру, а форма его становится комплементарной форме субстрата только после связывания этого субстрата (рисунок 3.13). Данный процесс называется «индукцией соответствия».

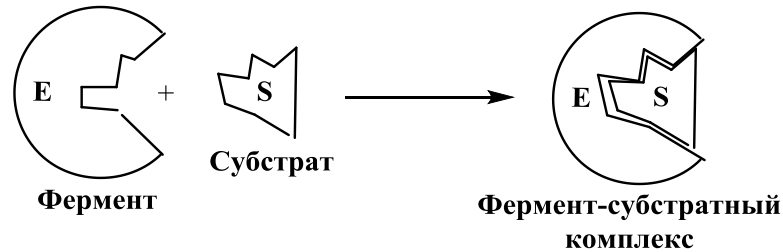


Рисунок 3.13 – Взаимодействие субстрата с ферментом по модели индуцированного соответствия

Изменение энергии активации на первой стадии ферментативной реакции незначительно.

Вторая стадия определяет скорость всего катализа. Она наиболее медленная и длительность её зависит от энергии активации данной химической реакции. На этой стадии происходят разрыв связей субстрата и образование новых связей. *Благодаря образованию активированного переходного комплекса EZ снижается энергия активации субстрата.*

3-я стадия, как и 1-я, непродолжительная по времени. На данной стадии осуществляется отделение продукта реакции от активного центра фермента.

При изучении принципов кинетики ферментативных реакций необходимо учитывать важную особенность таких реакций – явление *насыщения фермента субстратом*.

При низкой концентрации субстрата скорость реакции пропорциональна концентрации субстрата – это реакция 1-го порядка (рисунок 3.14, участок *a*).

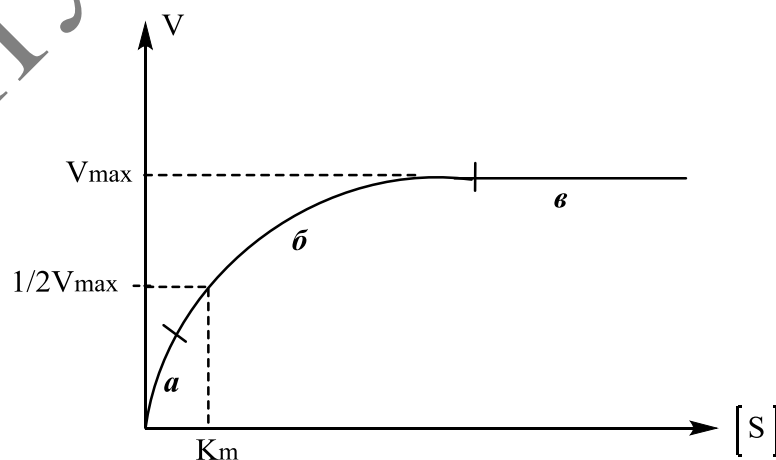


Рисунок 3.14 – Зависимость скорости ферментативной реакции от концентрации субстрата (концентрация фермента постоянная)



Реакция смешанного порядка (участок *б* графика) характеризуется постепенным снижением роста скорости при дальнейшем увеличении концентрации субстрата.

При определенной концентрации субстрата, скорость реакции достигает максимума и не зависит от концентрации субстрата (участок *в* графика) – реакция нулевого порядка. В этом случае происходит полное насыщение активного центра фермента субстратом и скорость реакции зависит только от концентрации фермента.

Математическое выражение зависимости скорости реакции от концентрации субстрата описывается уравнением Михаэлиса-Ментен:

$$V = \frac{V_{\max} \times [S]}{K_m + [S]}; \quad \begin{array}{l} V_{\max} \text{ – максимальная скорость реакции;} \\ K_m \text{ – константа Михаэлиса.} \end{array}$$

*Константа Михаэлиса* показывает концентрацию субстрата, при которой скорость реакции равна половине максимальной. Чем выше константа Михаэлиса, тем ниже сродство фермента к субстрату. Так, превращение глюкозы в глюкозо-6-фосфат может происходить при участии фермента *гексокиназы* или *глюкокиназы*. Фермент гексокиназа (константа Михаэлиса – 0,1 ммоль/л) имеет более высокое сродство к глюкозе, чем глюкокиназа, и работает при невысоких концентрациях глюкозы.

### **Единицы активности ферментов**

Активность ферментов (энзимов) выражается в каталах и международных единицах.

*Катал (кат)* – количество фермента, обеспечивающее в оптимальных условиях превращение 1 моль субстрата или получение 1 моль продукта реакции за 1 секунду.

*Международная единица (МЕ, Е или U)* – количество фермента, обеспечивающее в оптимальных условиях превращение 1 мкмоль субстрата или получение 1 мкмоль продукта реакции за 1 минуту.

Между указанными единицами активности фермента существует следующая зависимость: 1 Е = 16,67 нкат.

Для выражения ферментативной активности используют также понятия «удельная активность» и «молярная активность».

Под *удельной активностью* фермента понимают число единиц ферментативной активности (в каталах или единицах) в расчете на 1 мг белка.

*Молярная активность* (число оборотов) выражается числом молекул субстрата, превращенных 1 молекулой фермента за 1 секунду.

### Регуляция ферментативной активности

Скорость ферментативного катализа регулируется: 1) количеством фермента на уровне его биосинтеза и распада; 2) активностью фермента.

Пути регуляции активности ферментов:

- ковалентная модификация;
- ассоциация и диссоциация;
- ингибирование;
- аллостерическая регуляция;
- влияние pH и температуры.

Ковалентная модификация заключается в присоединении к определенной части молекулы фермента или отщеплении от нее какой-либо группировки, что приводит к изменению активности фермента. Наиболее распространенными видами ковалентной модификации являются *фосфорилирование* и *дефосфорилирование*. При фосфорилировании происходит перенос фосфатной группы с АТФ на определенный остаток серина или треонина в молекуле фермента, этот процесс катализируют фосфопротеинкиназы (рисунок 3.15).

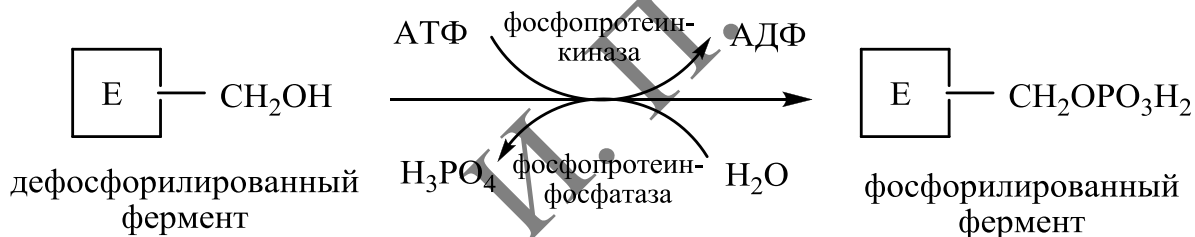


Рисунок 3.15 – Фосфорилирование и дефосфорилирование ферментов

Дефосфорилирование сопровождается отщеплением фосфатной группы от молекулы фермента при участии фосфопротеинфосфатаз.

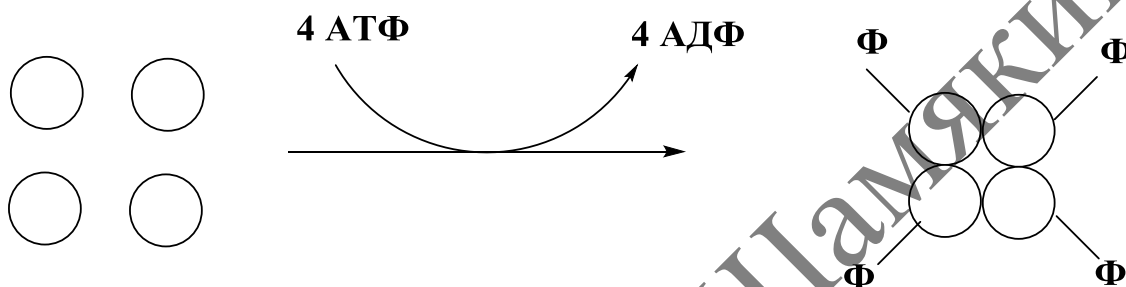
В ходе этих процессов изменяется активность ферментов.

Пример: гликогенфосфорилаза, участвующая в расщеплении гликогена, активна только в фосфорилированной форме, а гликогенсинтаза, необходимая для синтеза гликогена, активируется путем дефосфорилирования.

Разновидностью ковалентной модификации является регуляция активности ферментов на уровне профермента. Ряд ферментов синтезируется в неактивной форме, в виде профермента, который переходит в активное состояние в соответствующих месте и времени. Например, *трипсиноген*, синтезирующийся в поджелудочной железе, активируется в тонком отделе кишечника в результате отщепления гексапептида с образованием активной формы – *трипсина*.

*Ассоциация и диссоциация* характерны для олигомерных ферментов (имеющих 2 и более субъединиц). Ассоциация субъединиц чаще всего приводит к активации фермента, а диссоциация олигомерного фермента на отдельные субъединицы в большинстве случаев ведет к потере ферментом активности.

Часто ассоциация и диссоциация связаны с процессами *фосфорилирования и дефосфорилирования*. Например, фосфорилирование каждой из субъединиц гликогенфосфорилазы способствует их ассоциации с образованием активного тетрамерного фермента (рисунок 3.16).



**Рисунок 3.16 – Ассоциация субъединиц гликогенфосфорилазы при их фосфорилировании**

*Процесс торможения ферментативной активности называется ингибированием, а вещества его вызывающие – ингибиторами.*

В зависимости от характера связывания фермента с ингибитором различают *обратимое и необратимое ингибирование*.

Обратимое ингибирование делится на *конкурентное и неконкурентное*.

При конкурентном ингибировании ингибитор, будучи близким по химической структуре с субстратом, конкурирует с ним за связывание с активным центром фермента. При более высокой концентрации ингибитора последний вытесняет субстрат с образованием *фермент-ингибиторного комплекса* ( $E + I \longrightarrow EI$ ), не дающего продукта реакции. Тройной (фермент-ингибитор-субстрат) комплекс образоваться в данном случае не может.

*Конкурентное ингибирование преодолевается повышением концентрации субстрата.* В этом случае происходит взаимодействие фермента и субстрата с образованием продукта реакции ( $E + S \longrightarrow ES \longrightarrow E + P$ ).

Примером конкурентного ингибирования является подавление активности фермента сукцинатдегидрогеназы малоновой кислотой (рисунок 3.17). Данный фермент катализирует один из этапов цикла трикарбоновых кислот, заключающийся в превращении янтарной кислоты в фумаровую. Малоновая кислота близка по химической структуре к янтарной кислоте и при большей концентрации вытесняет последнюю из активного центра сукцинатдегидрогеназы.



**Рисунок 3.17 – Ингибирование сукцинатдегидрогеназы малоновой кислотой**

На принципе конкурентного ингибирования основано действие ряда фармакологических препаратов. Например, для лечения некоторых инфекционных заболеваний применяют сульфаниламидные препараты, имеющие структурное сходство с пара-аминобензойной кислотой (ПАБК; рисунок 3.18), которую бактерии используют для синтеза фолиевой кислоты, необходимой им для роста.

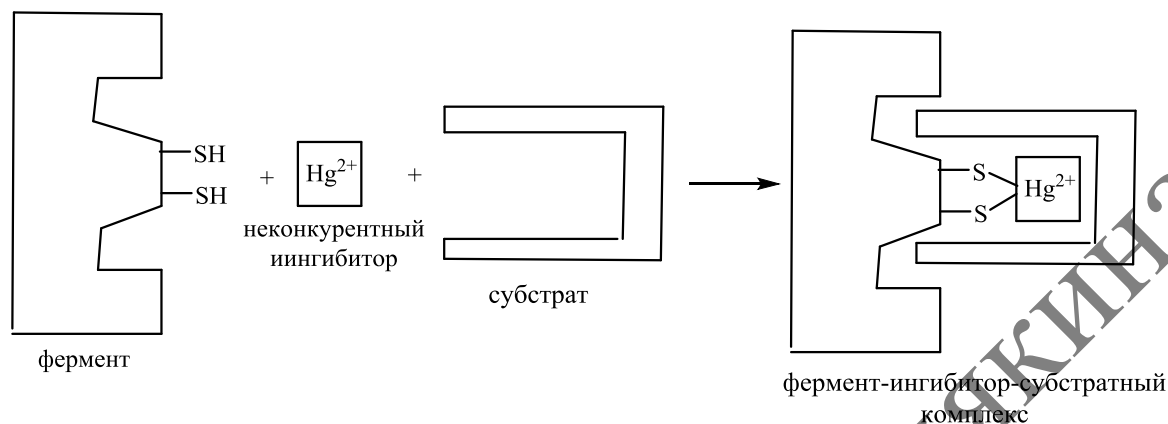


**Рисунок 3.18 – Структурные формулы пара-аминобензойной кислоты и сульфаниламида**

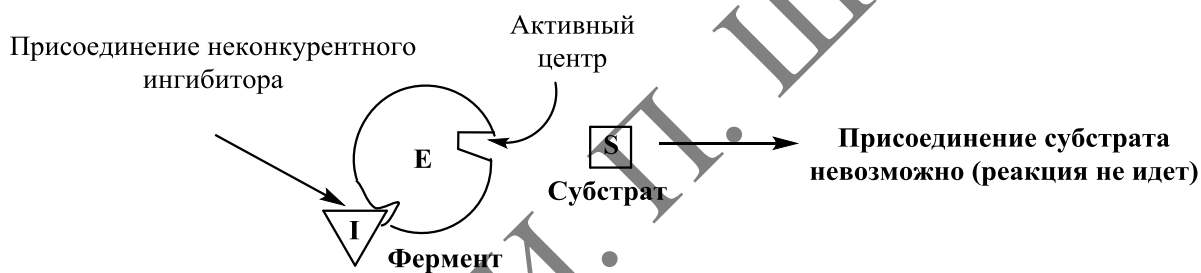
Применение сульфаниламидных препаратов ингибирует фермент, синтезирующий фолиевую кислоту (путем вытеснения ПАБК), что ведет к торможению роста бактерий.

При неконкурентном ингибировании действие ингибитора не преодолевается повышением концентрации субстрата. Ингибитор не имеет структурного сходства с субстратом и связывается либо непосредственно с каталитическими группами активного центра фермента (рисунок 3.19), мешая связыванию субстрата, или с другим участком фермента, изменяя конформацию активного центра таким образом, что затрагивает структуру каталитического участка, также не позволяя ему взаимодействовать с субстратом (рисунок 3.20).

Так как неконкурентное ингибирование не влияет на связывание субстрата, то здесь возможно образование непродуктивного тройного комплекса:  $E + I + S \longrightarrow EIS$ .



**Рисунок 3.19 – Связывание неконкурентного ингибитора ( $Hg^{2+}$ ) с каталитическими группами ( $-SH$ ) активного центра фермента**

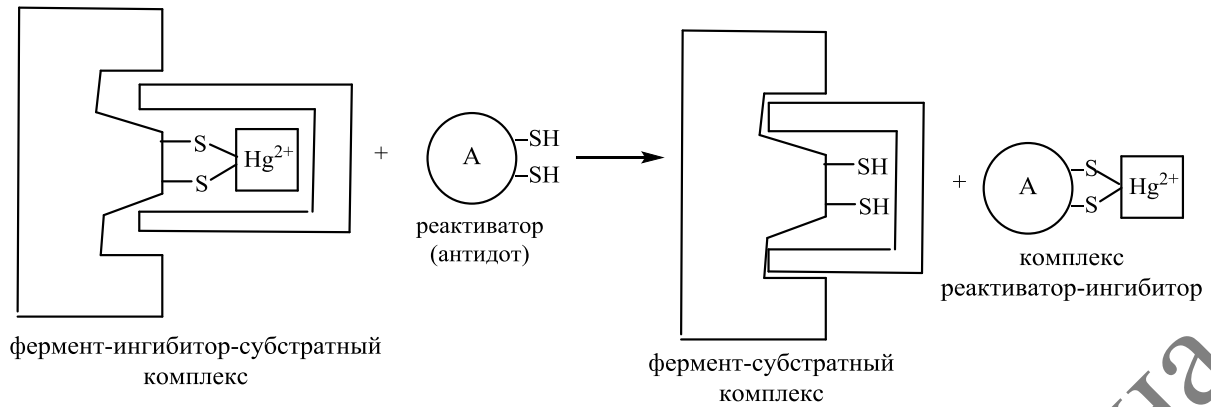


**Рисунок 3.20 – Связывание неконкурентного ингибитора с ферментом вне активного центра**

Примерами неконкурентных ингибиторов являются ионы ртути, кадмия, мышьяка, свинца и их органические соединения. Эти ионы блокируют функциональные группы (например,  $-SH$  группы) каталитического участка фермента. Комплекс фермент-ингибитор может присоединять субстрат, но превращения последнего не происходит. Необходимо отметить, что действие указанных соединений в качестве неконкурентных ингибиторов возможно только в крайне незначительных концентрациях, так как в противном случае они выступают как необратимые денатурирующие агенты.

*Неконкурентные ингибиторы применяются в качестве фармакологических средств.* Препараты, содержащие ртуть, мышьяк, висмут, неконкурентно ингибируют ферменты в клетках организма или болезнетворных бактерий, чем и определяется их лечебный эффект.

*Снять действие неконкурентного ингибитора можно веществами, связывающими этот ингибитор.* Например, при интоксикации вытеснение ингибитора, являющегося ядом, возможно с помощью *реактиваторов* или *противоядий* (рисунок 3.21). К ним относятся тиолсодержащие соединения, лимонная кислота, этилендиаминтетрауксусная кислота.

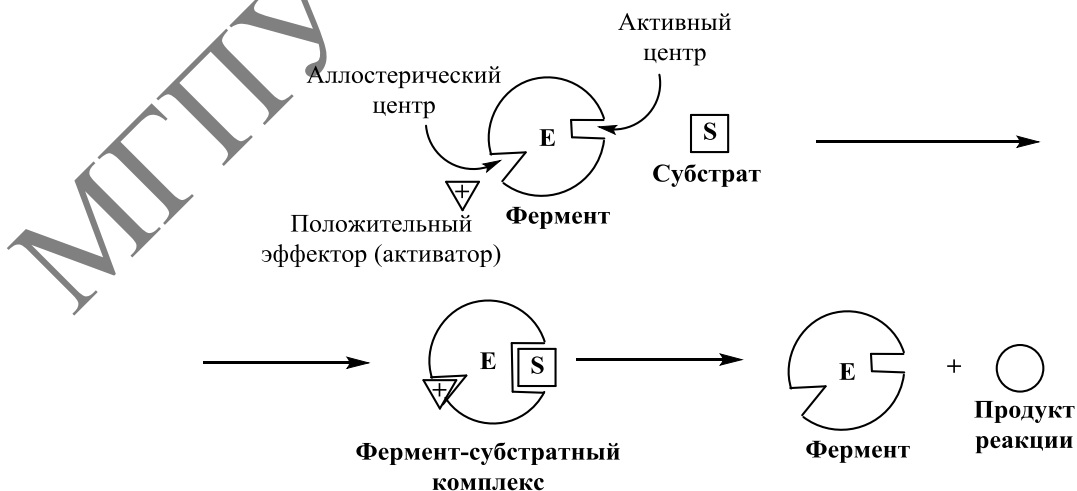


**Рисунок 3.21 – Снятие действия неконкурентного ингибитора ( $Hg^{2+}$ ) с помощью реактиватора**

При необратимом ингибировании ингибитор необратимо связывается с ферментом ( $E + I \rightarrow EI$ ).

Примером такого ингибирования является связывание пенициллина с ферментом, участвующим в синтезе клеточных стенок бактерий.

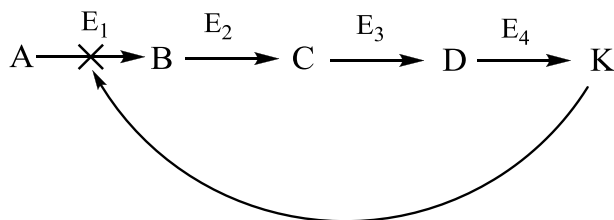
Важное место в регуляции обмена веществ принадлежит аллостерической регуляции, характерной для аллостерических ферментов. Эти ферменты помимо активного имеют также аллостерический центр, с которым связываются положительные или отрицательные аллостерические эффекторы. В качестве эффекторов могут выступать гормоны, различные метаболиты, ионы металлов, коферменты, иногда молекулы субстратов. Аллостерические эффекторы влияют на конформацию активного центра фермента – положительные изменяют ее таким образом, что активный центр фермента взаимодействует с субстратом и осуществляет катализ химической реакции (рисунок 3.22), а отрицательные действуют противоположным образом.



**Рисунок 3.22 – Положительная аллостерическая регуляция при взаимодействии фермента и субстрата**

Аллостерические ферменты занимают ключевое положение в метаболизме и регулируют скорость прохождения веществ по целой системе ферментов.

Рассмотрим пример: исходное вещество (А) превращается в конечное (К) через промежуточные (В, С, D) при участии ферментов  $E_1, E_2, E_3, E_4$  (рисунок 3.23).



**Рисунок 3.23 – Схема аллостерической регуляции активности фермента конечным продуктом метаболического пути**

Вещество К – конечный метаболит пути, накапливаясь в больших количествах (превышающих потребности в нем клеток), ингибирует первый фермент  $E_1$  этого пути, являющийся аллостерическим. Это аллостерическая регуляция по принципу обратной связи или ретроингибирование.

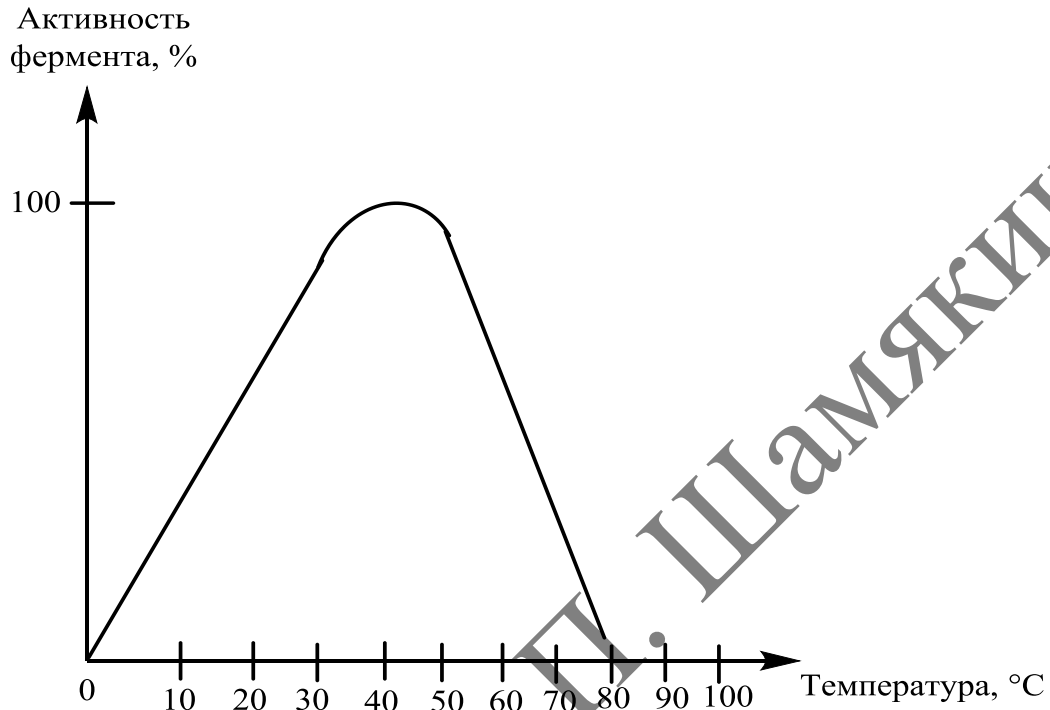
Для каждого фермента существует свой оптимум рН (таблица 3.3), при котором скорость катализируемой им реакции максимальна. Для большинства ферментов оптимум рН близок к нейтральному, хотя имеются ферменты, функционирующие при других значениях рН. Изменение рН среды влияет на ионизацию кислотных ( $-COOH$ ) и основных ( $-NH_2, -SH, N$  имидазольного кольца гистидина) групп аминокислотных остатков активного центра фермента, что сопровождается изменением активности фермента. При оптимуме рН функциональные группы фермента и субстрата находятся в наиболее реакционноспособном состоянии.

**Таблица 3.3 – Оптимальные значения рН для функционирования некоторых ферментов**

Фермент	Оптимум рН
Амилаза слюны	6,8–7,0
Пепсин желудочного сока	1,5–2,5
Липаза панкреатического сока	7,0–8,5
Сахараза кишечника	5,8–6,2
Трипсин	7,5–8,5
Каталаза	6,8–7,0

Знание оптимумов рН ферментов имеет важное практическое значение. Например, пепсин, расщепляющий пептидные связи в белках, функционирует в сильно кислой среде, поэтому для восстановления нарушенной активности эндогенного пепсина применяют препарат пепсина с соляной кислотой, создающей нужный рН.

*Оптимальной температурой* для большинства ферментов является температура тела  $37\text{ }^{\circ}\text{C}$  –  $40\text{ }^{\circ}\text{C}$  (рисунок 3.24). Более высокие температуры приводят к денатурации ферментов, так как по химической природе они являются белками.



**Рисунок 3.24 – Зависимость скорости ферментативной реакции от температуры**

Влияние температуры на активность ферментов имеет существенное значение для понимания процессов жизнедеятельности. При понижении температуры скорость ферментативных реакций снижается, в результате снижается активность клеточных функций.

Повышение температуры тела (например, при инфекционных заболеваниях), ускоряет химические реакции в организме, что влечет за собой расточительное использование эндогенных субстратов в клетках больного организма.

*Термозависимость ферментов широко используется в практике.* Например, сохранность пищевых продуктов при низких температурах, является результатом низкой активности ферментов микроорганизмов, способных вызвать порчу этих продуктов. Хранение спермы, необходимой для искусственного осеменения сельскохозяйственных животных, осуществляется при температуре  $-196\text{ }^{\circ}\text{C}$ .



## ТЕМА 4. УГЛЕВОДЫ

**Углеводы** представляют собой альдегидо- и кетонпроизводные многоатомных спиртов, их циклические формы и продукты их конденсации.

Среднее содержание углеводов в организме человека и животных составляет 1 % – 2 %. Углеводы имеют важное значение для организма человека и животных и выполняют ряд жизненно важных биологических функций (таблица 4.1).

Таблица 4.1 – Функции углеводов и их характеристика

Функции белков	Характеристика
Энергетическая	Углеводы являются основными источниками энергии для организма. При окислении 1 г углеводов высвобождается 18 кДж (4,3 ккал)
Структурная	Углеводы – обязательный компонент клеточных структур. Они входят в состав ряда биополимеров, витаминов, коферментов (например, рибоза в состав РНК, коферментов НАД, НАДФ, КоА-SH, витамина В <sub>12</sub> )
Пластическая	Углеводы используются для синтеза липидов и некоторых аминокислот
Защитная	Углеводные компоненты иммуноглобулинов участвуют в обеспечении иммунитета. Гиалуроновая кислота предохраняет клетки от проникновения болезнетворных микроорганизмов

### Классификация и номенклатура углеводов

Согласно принятой в настоящее время классификации углеводы подразделяются на 3 группы (рисунок 4.1).



Рисунок 4.1 – Основные группы углеводов

Моносахариды (монозы) или простые углеводы не способны гидролизоваться до более простых соединений.

Олигосахариды содержат от 2 до 10 моносахаридных остатков. Наиболее распространенной группой среди них являются дисахариды.

Высокомолекулярные полисахариды имеют свыше 10 моносахаридных остатков.

Олигосахариды и полисахариды также называют сложными углеводами, так как при их гидролизе образуются простые углеводы, т. е. моносахариды.

Для углеводов принято употреблять *тривиальные названия*.

### Моносахариды

Моносахариды являются гетерофункциональными соединениями. В их молекулах одновременно содержатся карбонильная (альдегидная или кетонная) и несколько гидроксильных групп, т. е. моносахариды представляют собой полигидроксикарбонильные соединения. Большинство моносахаридов, кроме карбонильной формы, существуют также и в циклических формах.

Классификация моносахаридов осуществляется с учетом двух признаков – характера карбонильной группы и длины углеродной цепи (рисунок 4.2).

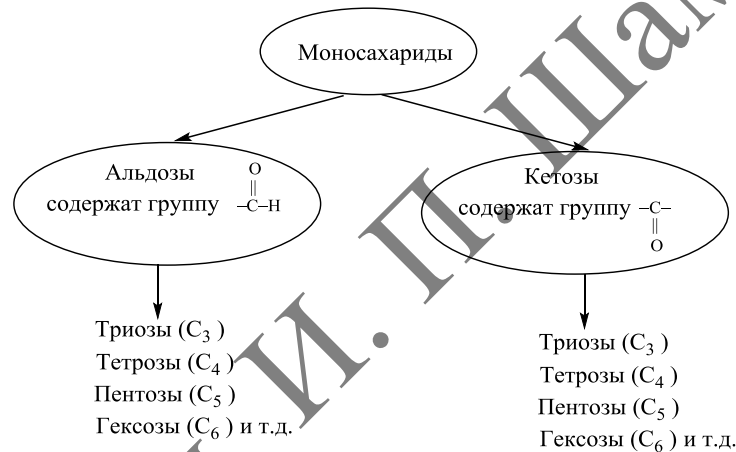


Рисунок 4.2 – Классификация моносахаридов в зависимости от характера карбонильной группы и длины углеродной цепи

Строение важнейших триоз (глицеринового альдегида, дигидроксиацетона), тетроз (эритрозы), пентоз (рибозы, дезоксирибозы, рибулозы, ксилозы, ксилулозы) и гексоз (глюкозы, маннозы, галактозы, фруктозы) показано на рисунках 4.3–4.5.

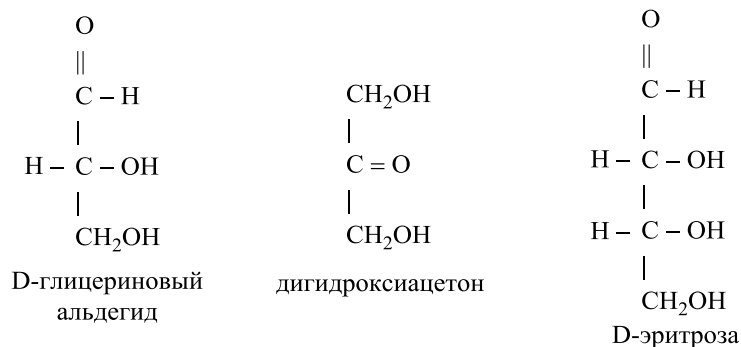


Рисунок 4.3 – Структурные формулы триоз и тетроз

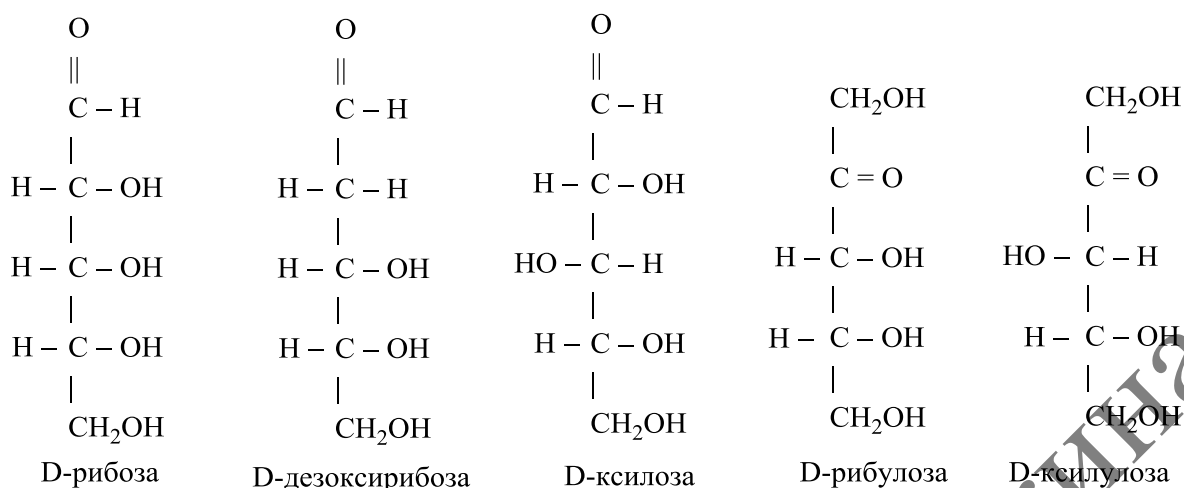


Рисунок 4.4 – Структурные формулы альдопентоз и кетопентоз

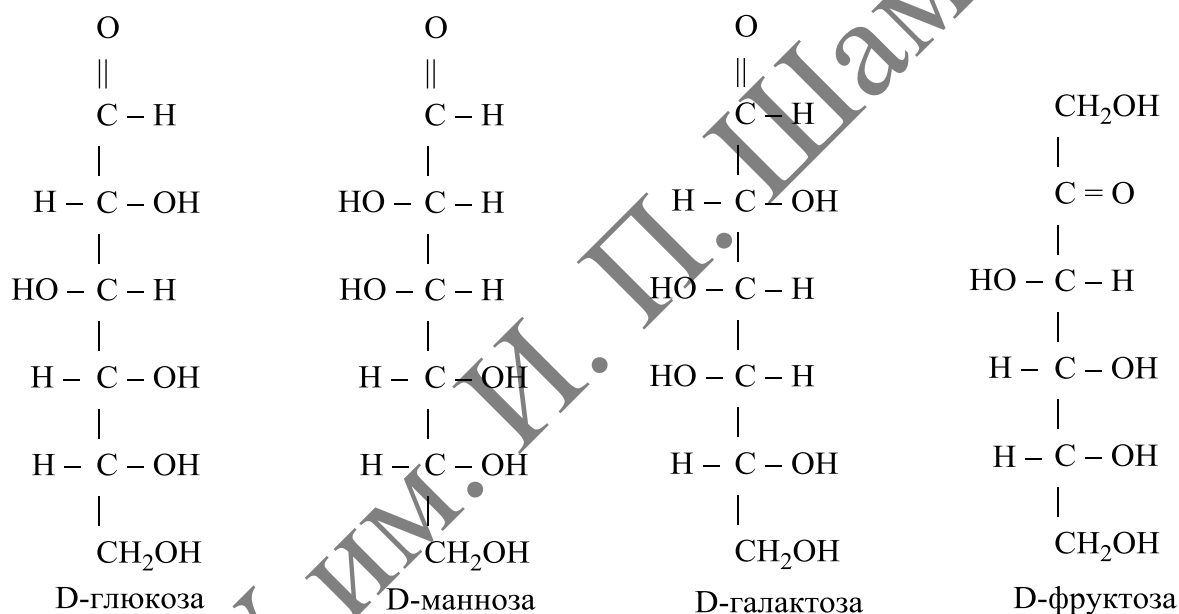


Рисунок 4.5 – Структурные формулы гексоз

Фосфорные эфиры указанных моносахаридов принимают участие в обмене веществ в организме человека и животных.

### Изомерия моносахаридов

Для моносахаридов характерны: *структурная* изомерия (по положению оксогруппы), *оптическая изомерия* и *цикло-оксотаутомерия*.

Примерами изомеров по положению оксогруппы из вышеуказанных соединений являются: 1) глицериновый альдегид и дигидроксиацетон; 2) рибоза и рибулоза; 3) ксилоза и ксилулоза; 4) глюкоза и фруктоза.

*Оптическая изомерия* обусловлена наличием у моносахаридов асимметрических атомов углерода  $^*C$ .

Количество оптических изомеров определяется по формуле Фишера  $N = 2^n$ , где  $n$  – число  $^*C$ .

Для альдогексоз, имеющих 4 асимметрических атома углерода общее число стереоизомеров будет равно 16, из которых 8 пар соединений являются зеркальными изомерами.

*Зеркальные изомеры (оптические антиподы, энантиомеры)* различаются расположением группировок у всех  $^*C$ . Одной из пар зеркальных изомеров являются D- и L-глюкоза; другой – D- и L-галактоза.

Остальные 14 стереоизомеров по отношению к одной паре зеркальных изомеров являются *диастереомерами*. Они различаются конфигурацией одного или нескольких (но не всех)  $^*C$ .

Частным случаем диастереомеров являются *эпимеры*. Данные стереоизомеры отличаются конфигурацией одного  $^*C$ . Например, D-глюкоза и D-галактоза являются эпимерами по  $C_4$ ; D-глюкоза и D-манноза – эпимерами по  $C_2$ .

Принадлежность моносахарида к D- или L-ряду устанавливается путем сравнения конфигурации последнего  $^*C$  (т.е. наиболее удаленного от карбонильной группы) с конфигурацией  $^*C$  у D- или L-глицеринового альдегида, принятых за эталон. При совпадении конфигурации последнего  $^*C$  моносахарида с конфигурацией  $^*C$  D-глицеринового альдегида моносахарид относят к D-ряду. И наоборот, при совпадении с конфигурацией L-глицеринового альдегида считают, что моносахарид принадлежит к L-ряду.

Пространственное строение соединений связано с их реакционной способностью и биологической ролью. В организме человека и животных в обмене веществ участвуют только D-формы моносахаридов.

Оптические изомеры обладают оптической активностью, т.е. отклоняют на определенный угол плоскость поляризации света. Данное свойство соединения определяется с помощью специальных приборов – поляриметров. Способность соединения отклонять плоскость поляризации света вправо (т.е. по часовой стрелке) обозначают знаком (+), а влево, т.е. против часовой стрелки знаком (–). Природные формы моносахаридов являются в основном правовращающими.

Ряд моносахаридов помимо оксоформы (карбонильной, ациклической) может существовать и в циклической форме. Существование циклического строения моносахаридов было предсказано русским химиком Александром Колли (1870). В дальнейшем его идеи были развиты немецким ученым Бернхардом Толленсом (1883).

Образование циклов связано со способностью углеродных цепей моносахаридов принимать достаточно выгодную клешневидную конформацию. Вследствие этого в пространстве оказываются сближенными

альдегидная (или кетонная) группа и гидроксильная группа при C<sub>4</sub> или C<sub>5</sub>, т. е. те функциональные группы, за счет которых осуществляется внутримолекулярная циклизация. Если у альдогексоз в реакцию вступает гидроксильная группа при C<sub>5</sub>, то возникает шестичленный *пиранозный* цикл (рисунок 4.6). Аналогичный цикл у кетогексоз получается при участии в реакции –ОН группы при C<sub>6</sub>.

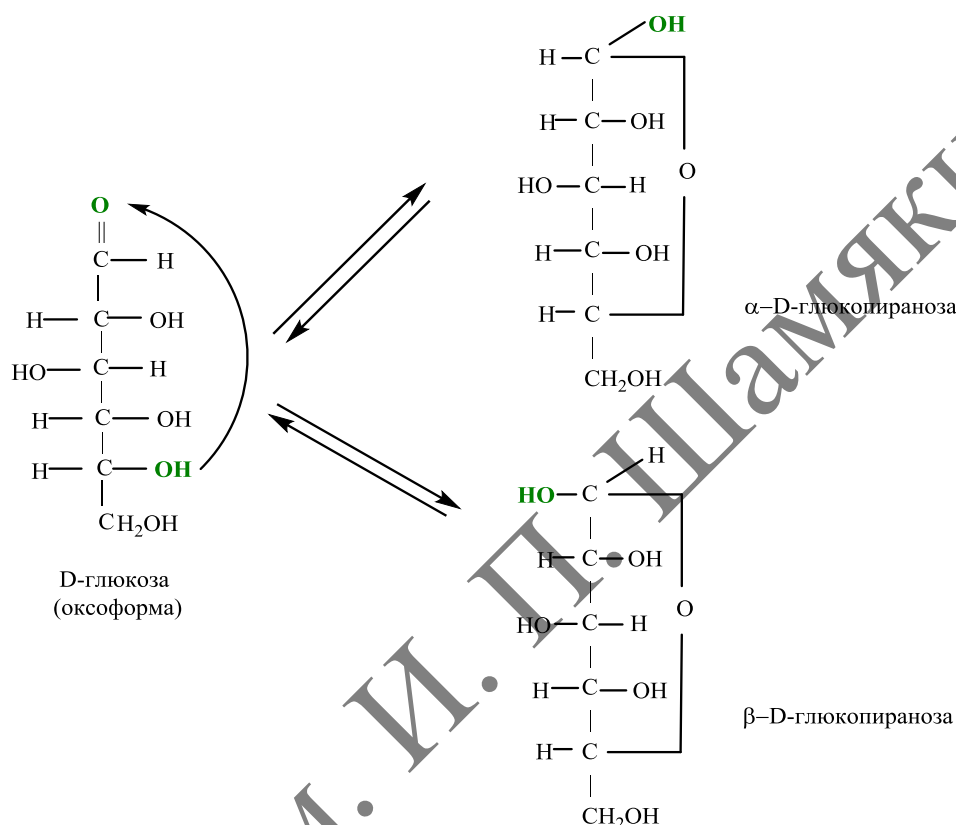
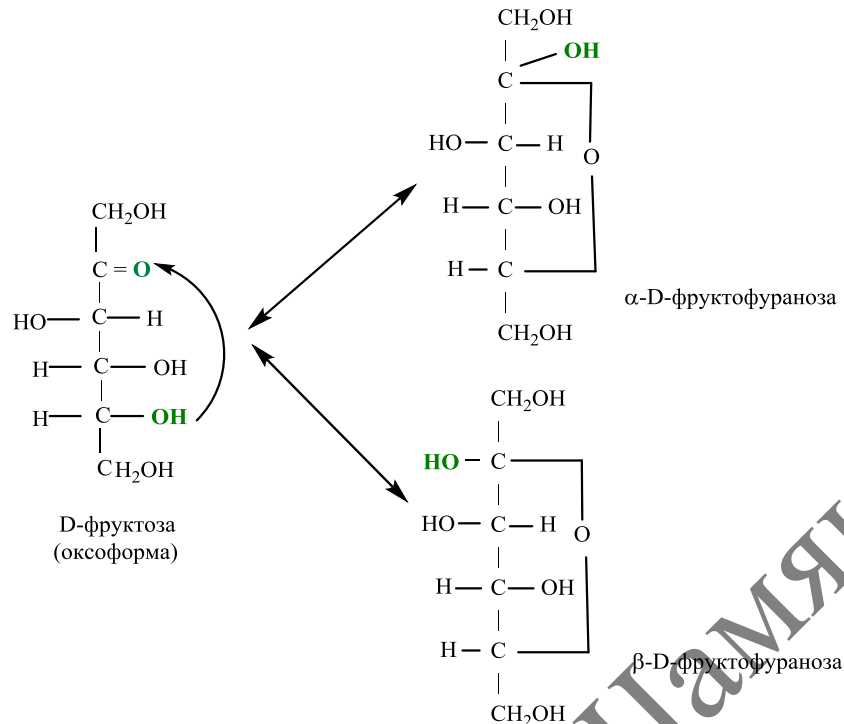


Рисунок 4.6 – Цикло-оксо-таутомерия на примере глюкозы

Если у альдогексоз в образовании цикла участвует гидроксильная группа при C<sub>4</sub>, а у кетогексоз при C<sub>5</sub>, то образуется пятичленный *фуранозный* цикл (рисунок 4.7).

Приведенные изображения циклических форм моносахаридов называются *формулами Колли-Толленса*. В циклической форме возникает дополнительный центр асимметрии (хиральности). Это атом углерода, ранее входивший в состав карбонильной группы. Данный атом называется *аномерным*, а два соответствующих стереоизомера – *α- и β-аномерами*.

У *α-аномера* конфигурация гликозидного центра совпадает с конфигурацией атома углерода, определяющего принадлежность моносахарида к D- или L-ряду, а у *β-аномера* не совпадает. Поэтому возможны 4 варианта аномеров: α-D-моносахарид; β-D-моносахарид; α-L-моносахарид; β-L-моносахарид.



**Рисунок 4.7 – Цикло-оксо-таутомерия на примере фруктозы**

Для описания циклических форм моносахаридов, кроме формул Колли-Толленса, используют также перспективные *формулы*, предложенные английским химиком Уолтером Хеурсом. В данных формулах циклы изображаются в виде плоских многоугольников, лежащих перпендикулярно плоскости рисунка. Атом кислорода в пиранозном цикле располагается в правом дальнем углу, а в фуранозном – за плоскостью цикла. Символы атомов углерода в таких циклах не показываются.

При написании формул Хеурса руководствуются следующими правилами:

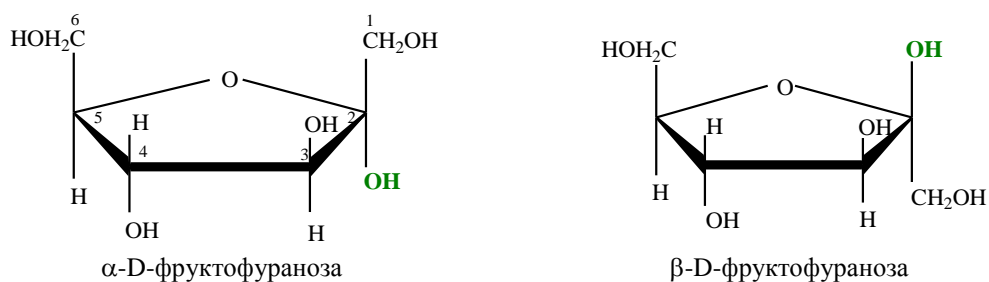
1) заместители, находящиеся в ациклических формулах слева от углеродной цепи, в формуле Хеурса показываются над плоскостью цикла; заместители, расположенные справа, – под плоскостью цикла. При этом группа  $-\text{CH}_2\text{OH}$  всегда располагается над плоскостью цикла;

2) гликозидная гидроксильная группа у α-аномеров гексоз D-ряда оказывается под плоскостью, а у β-аномеров – над плоскостью цикла.

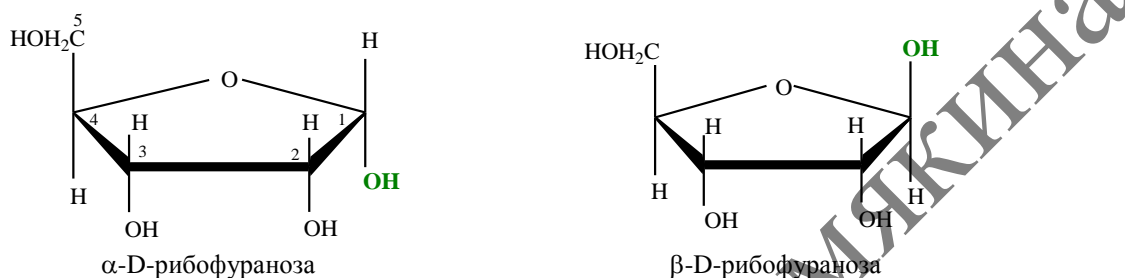
На рисунках 4.8–4.11 приведены перспективные формулы аномеров глюкозы, фруктозы, рибозы и дезоксирибозы.



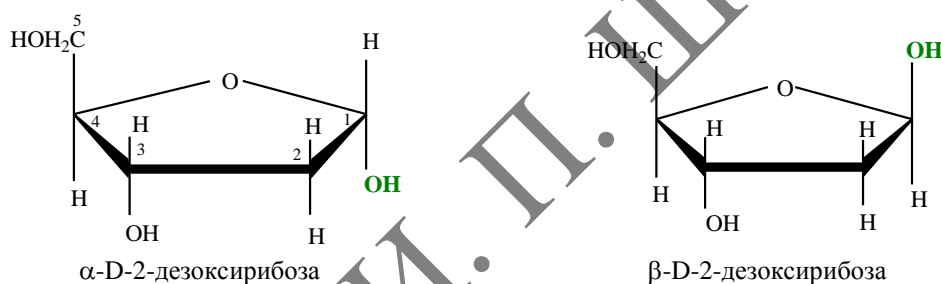
**Рисунок 4.8 – Перспективные формулы (по Хеурсу) аномеров глюкозы**



**Рисунок 4.9 – Перспективные формулы (по Хеурсу) аномеров фруктозы**



**Рисунок 4.10 – Перспективные формулы (по Хеурсу) аномеров рибозы**



**Рисунок 4.11 – Перспективные формулы (по Хеурсу) аномеров рибозы**

В формулах Хеурса моносахариды изображаются в виде плоского многоугольника. Однако, в действительности, они не имеют плоского строения. Например, шестичленный пиранозный цикл, подобно циклогексану, принимает наиболее выгодную конформацию кресла (рисунок 4.12). При этом объемная первичная спиртовая группа  $-\text{CH}_2\text{OH}$  и большинство гидроксильных групп в наиболее распространенных моносахаридах занимают энергетически выгодные экваториальные положения. Среди гексоз  $\beta$ -D-глюкопираноза является единственным моносахаридом, все заместители которого расположены экваториально.



**Рисунок 4.12 – Кресловидная конформация аномеров D-глюкопиранозы**

### Физические свойства моносахаридов

Моносахариды – твердые вещества, легко растворимые в воде, плохо растворимые в спирте и нерастворимые в эфире. Водные растворы моносахаридов имеют нейтральную среду на лакмус. Большинство моносахаридов обладает сладким вкусом.

Цикло-оксо-таутомерия моносахаридов объясняет явление *мутаротации*, т. е. изменения во времени угла оптического вращения свежеприготовленных растворов. Например, в водном растворе  $\alpha$ -D-глюкопираноза имеет значение удельного вращения  $[\alpha] +112^\circ$ , а  $\beta$ -D-глюкопираноза  $+19^\circ$ . Через некоторое время в обоих случаях достигается постоянное значение  $[\alpha] +52,5^\circ$ .

### Химические свойства моносахаридов

Благодаря оксогруппе моносахариды дают реакции, присущие альдегидам и кетонам. Наличие большого количества гидроксильных групп позволяет моносахаридам проявлять свойства, характерные для многоатомных спиртов. Моносахариды обладают также рядом специфических свойств.

Подобно оксосоединениям моносахариды вступают в реакции восстановления и окисления.

При *восстановлении* моносахаридов образуются *многоатомные спирты* (полиолы). Из доступного сырья, (D-ксилозы и D-глюкозы) в промышленном масштабе получают соответственно D-ксилит (ксилитол) и D-сорбит (сорбитол) (рисунки 4.13 и 4.14).

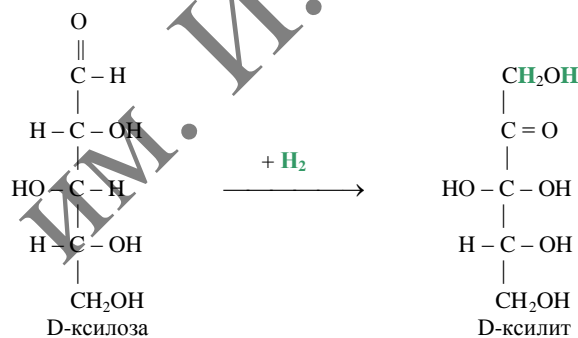


Рисунок 4.13 – Получение ксилита из ксилозы

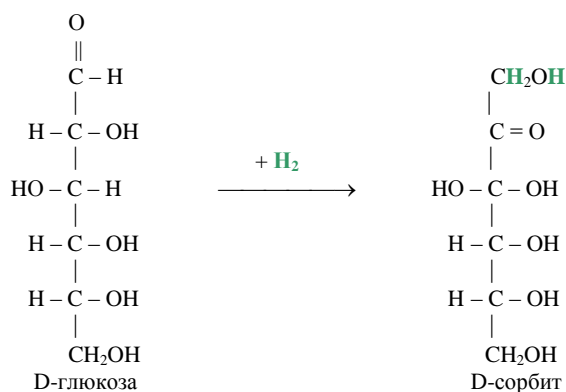


Рисунок 4.14 – Получение сорбита из глюкозы



*Ксилит* и *сорбит* являются заменителями глюкозы при сахарном диабете. Сорбит является также промежуточным соединением при промышленном получении аскорбиновой кислоты (витамина С) из D-глюкозы.

*Окисление* моносахаридов в мягких условиях бромной водой по альдегидной группе приводит к образованию *альдоновых кислот* (рисунок 4.15).

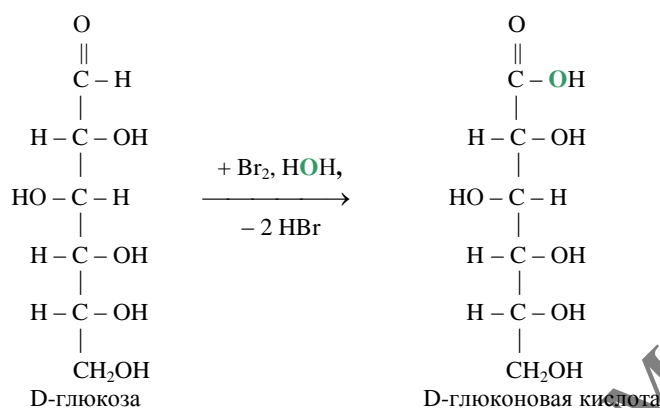


Рисунок 4.15 – Получение глюконовой кислоты из глюкозы

Кальциевая соль глюконовой кислоты (глюконат кальция) используется в медицине.

В щелочной среде моносахариды, имеющие альдегидную группу, способны *восстанавливать* катионы металлов (серебра, меди). В силу неустойчивости моносахаридов в щелочной среде при их окислении получается смесь продуктов (рисунок 4.16).



Рисунок 4.16 – Схема реакции восстановления серебра моносахаридами альдозами

Моносахариды окисляются также реактивом Фелинга (фелингова жидкость), содержащими катионы меди (II). Для их стабилизации используют раствор калиево-натриевой соли винной кислоты. В данном случае происходит восстановление двухвалентной меди в одновалентную с осаждением оксида меди (I) кирпично-красного цвета (рисунок 4.17).

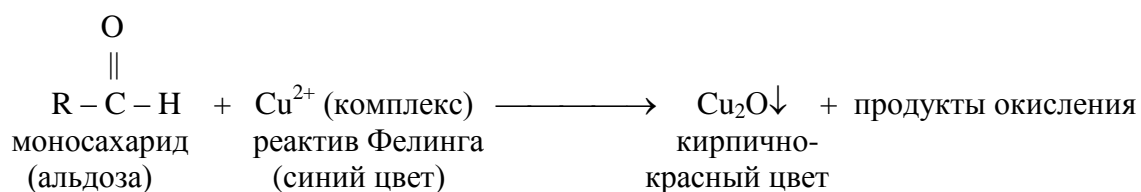


Рисунок 4.17 – Схема реакции восстановления моносахаридами меди

Как и многоатомные спирты, моносахариды взаимодействуют с гидроксидом меди (II) с образованием алкоголятов (рисунки 4.18 и 4.19), окрашенных в темно-синий цвет.

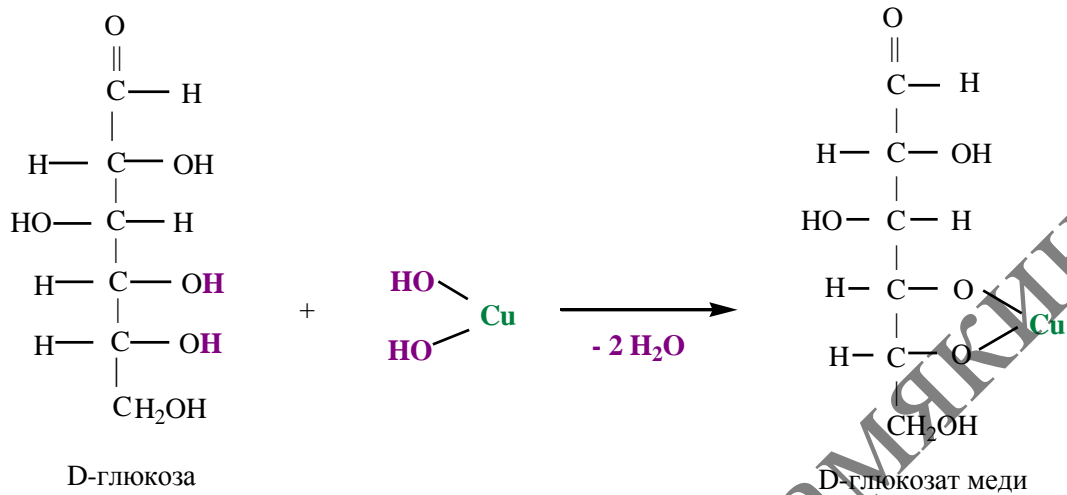


Рисунок 4.18 – Схема реакции образования глюкозата меди

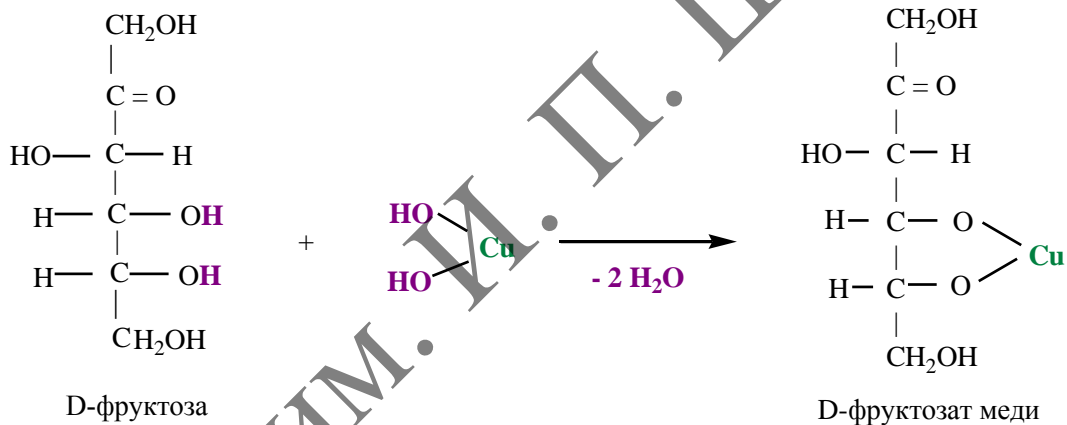


Рисунок 4.19 – Схема реакции образования фруктозата меди

При окислении моносахаридов по первичной спиртовой группе образуются *уроновые кислоты*. Так, при окислении β-D-глюкозы образуется β-D-глюкуроновая кислота (рисунок 4.20).

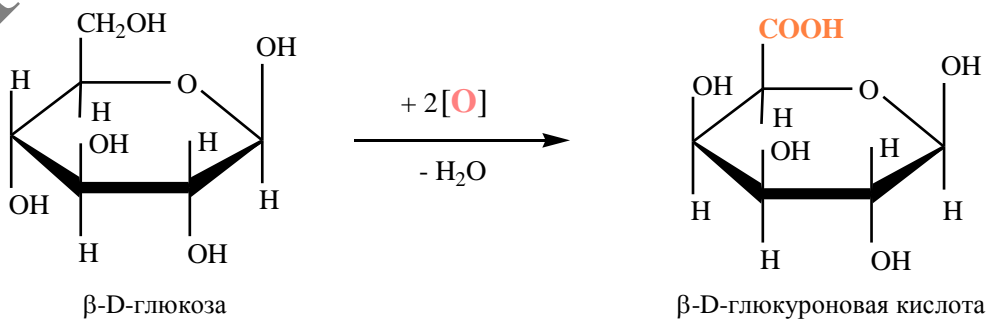


Рисунок 4.20 – Схема реакции образования глюкуроновой кислоты

В печени глюкуроновая кислота участвует в обезвреживании таких токсических соединений, как фенол, крезол, индол, скатол и билирубин.

$\beta$ -D-глюкуроновая кислота является компонентом некоторых гетерополисахаридов (гиалуроновой кислоты и хондроитинсульфатов).

В слабощелочной среде возможно *взаимопревращение моносахаридов, являющихся эпитимерами* (рисунок 4.21).

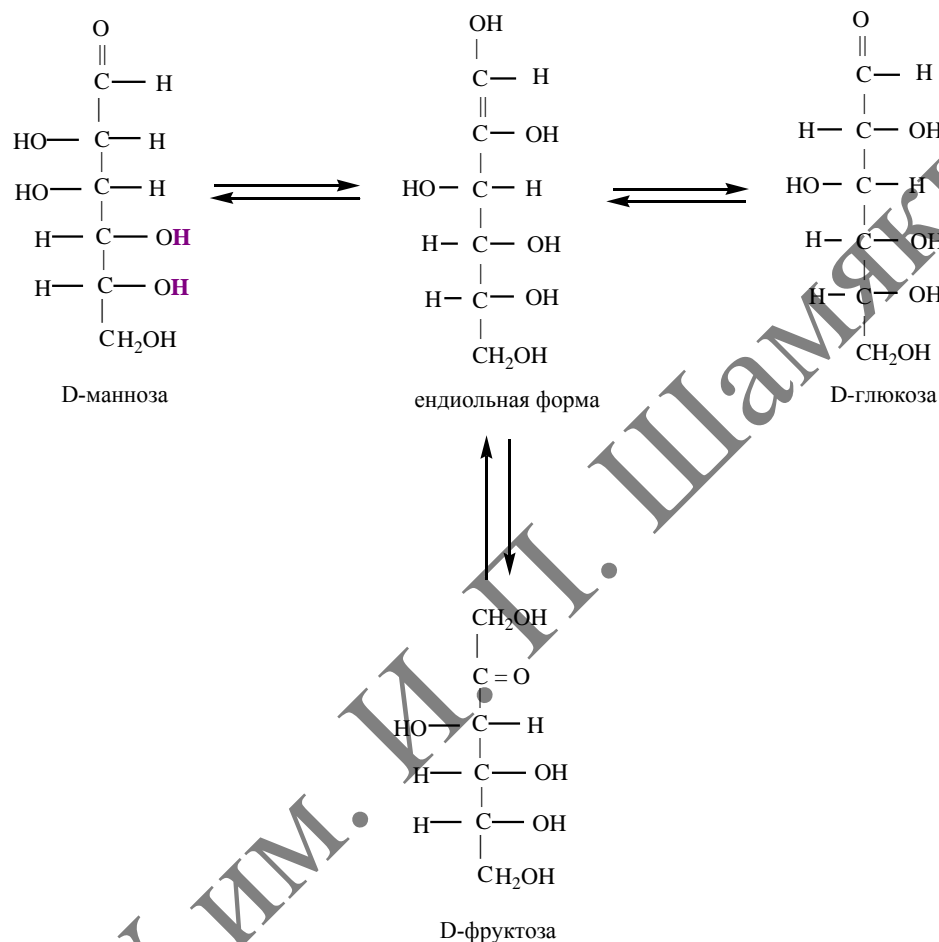


Рисунок 4.21 – Схема реакции эпитимеризации

Манноза через стадию образования эндиольной формы превращается в глюкозу или фруктозу.

Эпитимеризация фруктозы в глюкозу в организме человека и животных происходит в тонком отделе кишечника, где имеет место слабощелочная среда, а скорость всасывания фруктозы в 2,5 раза медленнее по сравнению с глюкозой.

Моносахариды, имеющие циклическое строение, образуют *O-гликозиды* и *N-гликозиды*. В данных реакциях у моносахарида участвует гликозидный (полуацетальный) гидроксил.

Молекула гликозида состоит из углеводной части и *агликоновой*. В роли агликонов могут выступать остатки O-содержащих и N-содержащих соединений.

По типу *O*-гликозидов построены дисахариды (рисунок 4.22) и полисахариды.

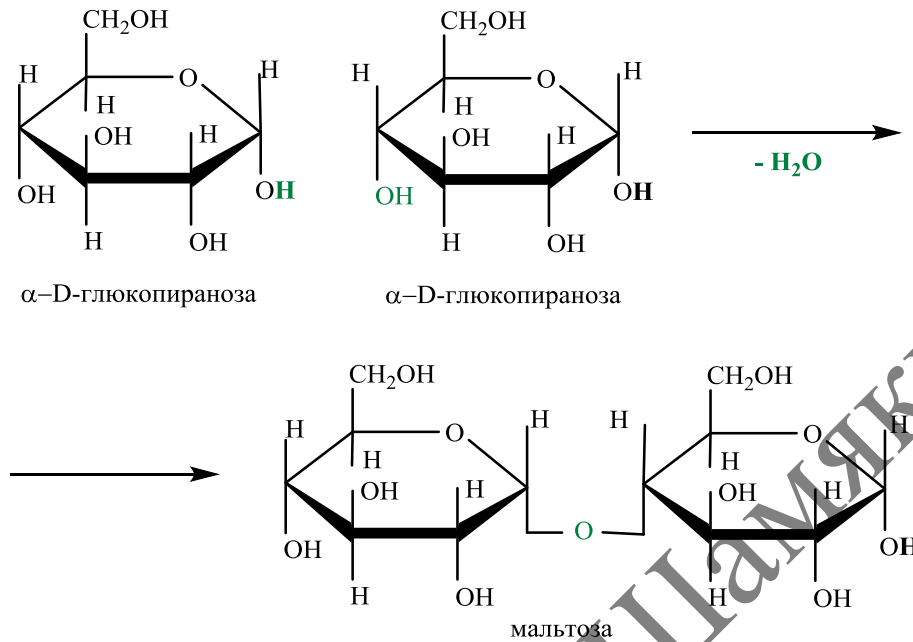


Рисунок 4.22 – Схема реакции образования *O*-гликозида (дисахарида мальтозы)

По типу *N*-гликозидов (при связывании  $\beta$ -D-рибозы или  $\beta$ -D-дезоксирибозы с пуриновым (аденином и гуанином) или пиримидиновым азотистым основанием (цитозином, урацилом, тимином) построены нуклеозиды, которые являются составными компонентами нуклеотидов и нуклеиновых кислот. Так, при взаимодействии аденина и  $\beta$ -D-рибозы образуется нуклеозид аденозин (рисунок 4.23).

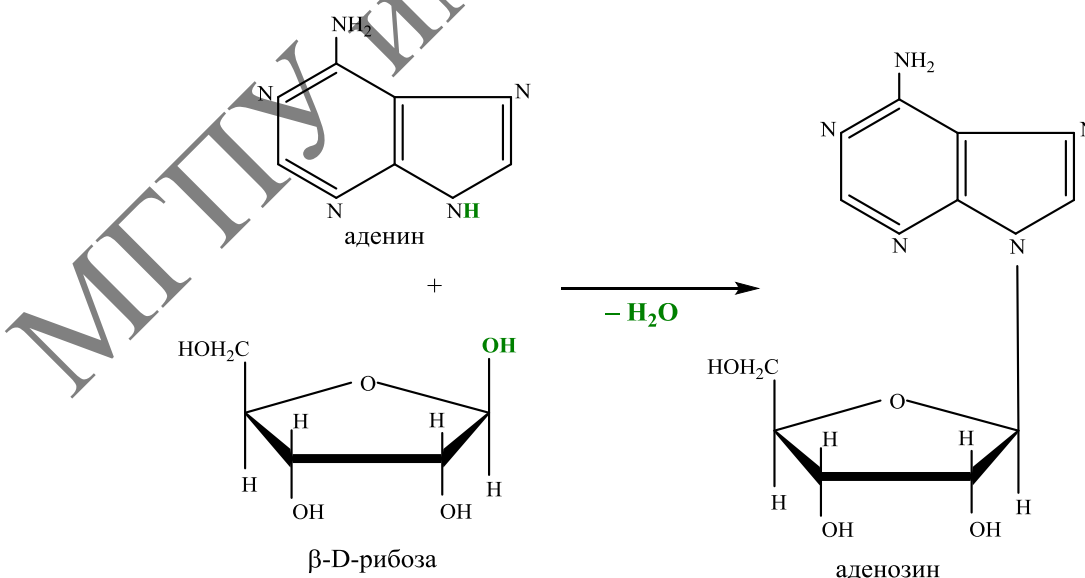


Рисунок 4.23 – Схема реакции образования *N*-гликозида (нуклеозида аденозина)

### Производные моносахаридов

Важнейшими производными моносахаридов являются их фосфорные эфиры, аминосахара, сиаловые кислоты, аскорбиновая кислота.

Фосфорные эфиры ряда моносахаридов (глицеринового альдегида, дигидроксиацетона, эритрозы, рибозы, рибулозы, ксилулозы, глюкозы, галактозы, фруктозы, седогептулозы). На рисунке 4.24 представлено строение рибозо-5-фосфата, глюкозо-6-фосфата, фруктозо-6-фосфата и фруктозо-1,6-дифосфата.

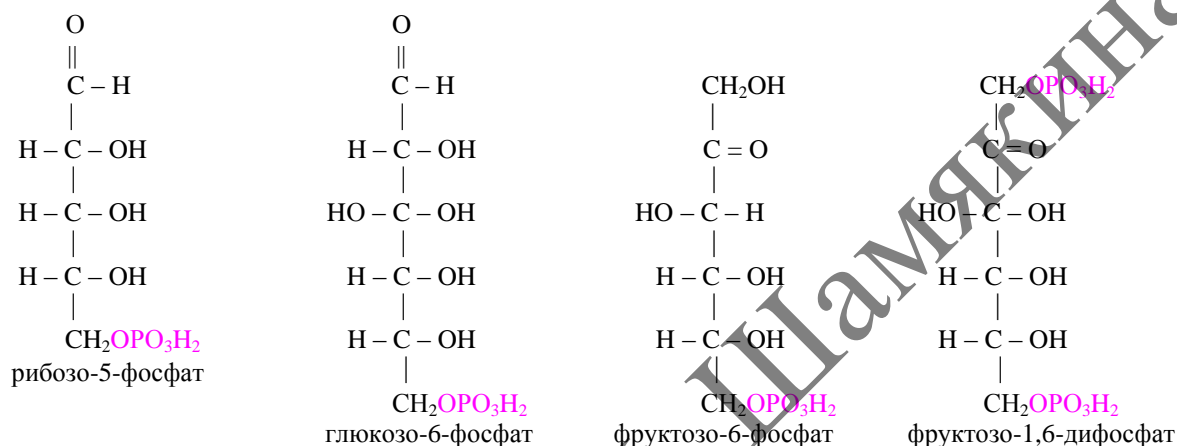


Рисунок 4.24 – Структурные формулы рибозо-5-фосфата, глюкозо-6-фосфата, фруктозо-6-фосфата и фруктозо-1,6-дифосфата

Аминосахара при  $C_2$  содержат аминогруппу. Наиболее важные представители данной группы соединений –  $\beta$ -D-глюкозамин, входящий в состав гиалуроновой кислоты, и  $\beta$ -D-галактозамин, являющийся составным компонентом хондроитинсульфатов. Аминогруппа в данных соединениях ацилирована остатками уксусной кислоты (рисунок 4.25).

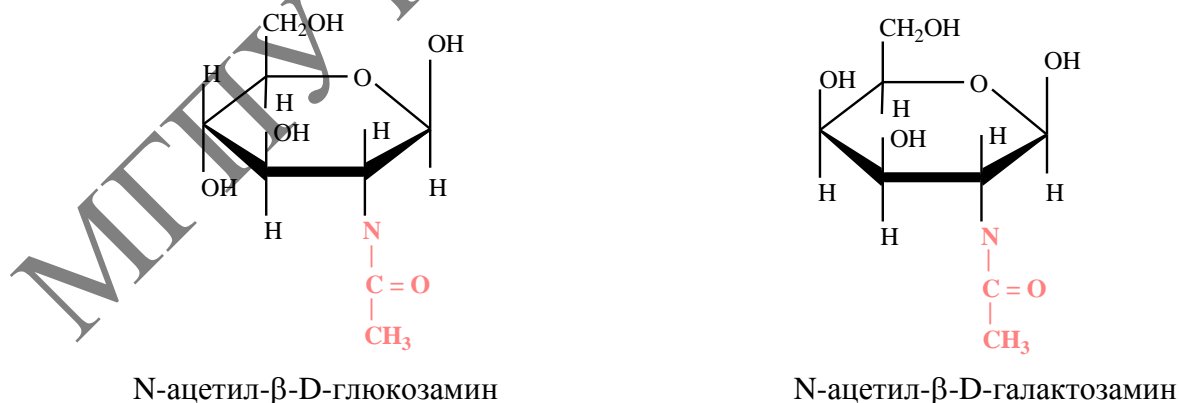


Рисунок 4.25 – Структурные формулы ацетилированных производных  $\beta$ -D-глюкозамина и  $\beta$ -D-галактозамина

Названием «сиаловые кислоты» обозначают группу различных N- и O-ацелированных производных нейраминовой кислоты.

Углеродная цепь нейраминовой кислоты включает 9 атомов углерода, во 2-м положении имеется кетонная группа, а в 5-м – аминогруппа. Синтез N-ацетилнейраминовой кислоты (рисунок 4.26) осуществляется ферментативным путем в результате альдольной конденсации пировиноградной кислоты и N-ацетил-D-маннозамина.

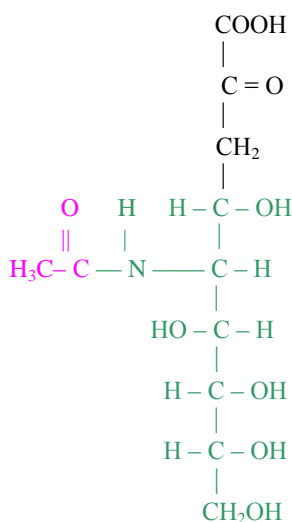


Рисунок 4.26 – Структурная формула N-ацетилнейраминовой кислоты

Сиаловые кислоты представляют собой бесцветные кристаллические вещества, хорошо растворимые в воде и нерастворимые в неполярных органических растворителях. Они служат компонентами специфических веществ крови и тканей, входят в состав ганглиозидов мозга, участвующих в проведении нервных импульсов.

Определение содержания сиаловых кислот в сыворотке крови имеет важное диагностическое значение. Гиперсиалемия (повышенный уровень сиаловых кислот) отмечается при опухолях головного мозга, инфаркте миокарда, раке, эндокардите, лейкемии, лимфогранулематозе, нефротическом синдроме, остеомиелите, поражениях печени, коллагенозах. Снижение содержания сиаловых кислот регистрируется при пернициозной анемии.

Строение и биологическое значение аскорбиновой кислоты рассмотрены в главе 6 «Витамины».

### Дисахариды

Природные дисахариды состоят из двух моносахаридных остатков и представляют собой O-гликозиды, в которых один из моносахаридных остатков выполняет роль агликона.

Различают *восстанавливающие* (имеющие гликозид-гликозный тип связи между моносахаридными остатками) и *невосстанавливающие* (гликозид-гликозидный тип связи) дисахариды.

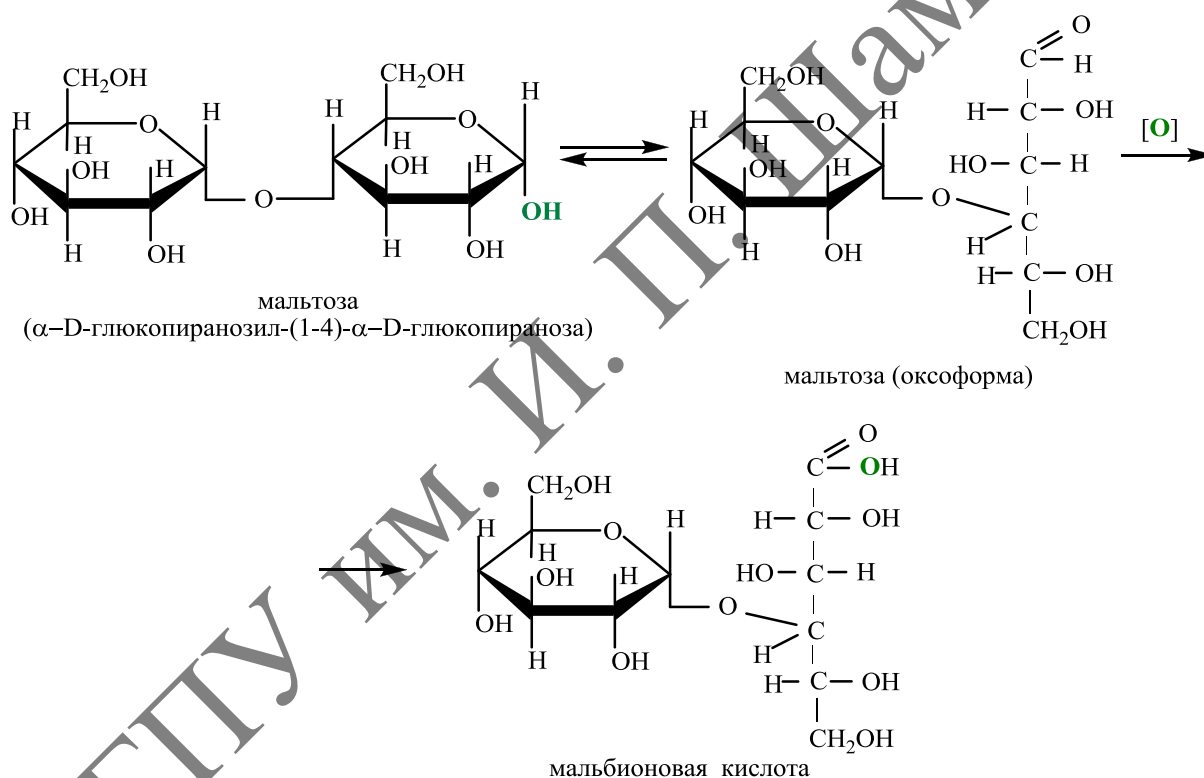
Представителями восстанавливающих дисахаридов являются мальтоза и лактоза.

*Мальтоза* – солодовый сахар (от лат. *maltum* – солод). Она образуется из крахмала под действием фермента амилазы, содержащегося в солоде (проросших, а затем высушенных зернах хлебных злаков). Растворы мальтозы мутаротируют. Она имеет в 3 раза менее сладкий вкус, чем сахара.

Мальтоза является промежуточным продуктом расщепления крахмала в тонком отделе кишечника под действием панкреатической амилазы.

В химическом отношении мальтоза состоит из двух остатков  $\alpha$ -D-глюкозы ( $\alpha$ -аномер) или остатка  $\alpha$ -D-глюкозы и остатка  $\beta$ -D-глюкозы ( $\beta$ -аномер), соединенных между собой  $\alpha(1\rightarrow4)$ -гликозид-гликозным типом связи. В оксоформе мальтоза обладает восстанавливающими свойствами, окисляясь реактивами Толленса и Фелинга.

Процесс перехода циклической формы мальтозы в оксо- (цикло-оксо-таутомерия) и окисление последней представлены на рисунке 4.27.



**Рисунок 4.27 – Переход циклической формы мальтозы в оксоформу и окисление до мальбионовой кислоты**

*Лактоза* является основным углеводом молока. Содержание ее в коровьем и козьем молоке составляет в среднем 4,5 % – 5 % (в женском молоке до 7 %). Вместе с белками и молочным жиром она обуславливает пищевую ценность молока. Энергетическая ценность 1 г лактозы составляет 3,8 ккал.

Лактоза состоит из остатка  $\beta$ -D-галактозы и остатка  $\alpha$ -D-глюкозы ( $\alpha$ -аномер) или остатка  $\beta$ -D-галактозы и остатка  $\beta$ -D-глюкозы ( $\beta$ -аномер),

соединенных между собой  $\beta$ -1,4-гликозид-гликозным типом связи. При 20 °С в молоке содержится 40 %  $\alpha$ -аномера и 60 %  $\beta$ -аномера лактозы. Обе формы вращают плоскость поляризации света вправо.

Растворы лактозы мутаротируют. Она имеет в 4–5 раз менее сладкий вкус в сравнении с сахарозой и хуже растворима в воде (при 25 °С в 100 см<sup>3</sup> воды растворяется 21,6 г лактозы, при 89 °С – 139 г). Кристаллизация лактозы при выработке сгущенного молока с сахаром является важной технологической операцией, обуславливающей качество молочных консервов.

Превращение циклической формы лактозы в оксоформу представлено на рисунке 4.28.

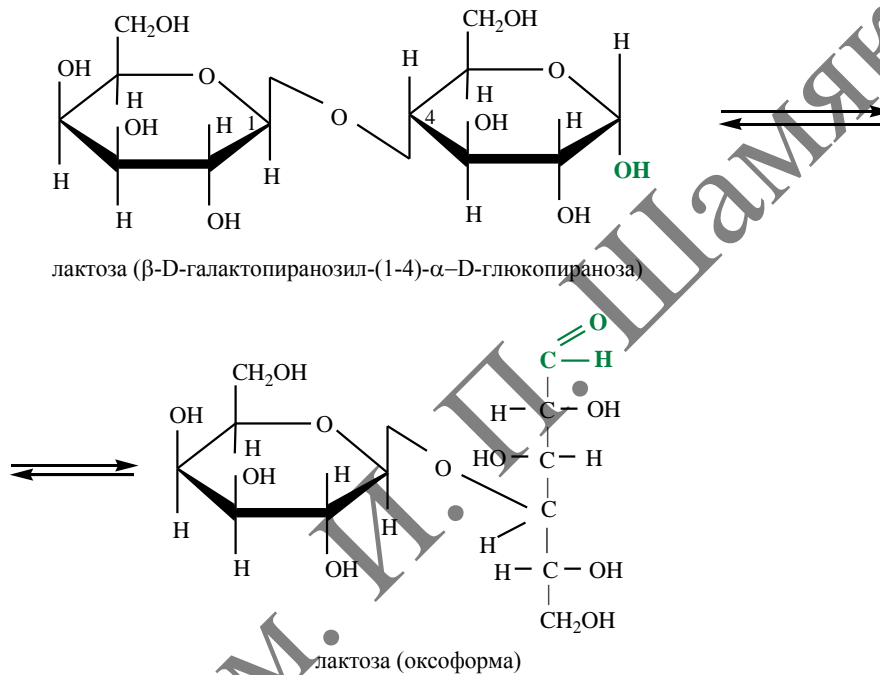


Рисунок 4.28 – Цикло-оксо-таутомерия лактозы

Лактоза обладает восстанавливающими свойствами. Она окисляется по альдегидной группе до лактобионовой кислоты. Это свойство лактозы используют для количественного определения ее в молоке.

В организме человека и животных лактоза расщепляется в тонком отделе кишечника под действием фермента лактазы до  $\beta$ -D-галактозы и  $\alpha$ -D- (или  $\beta$ -D-глюкозы). Интолерантность (непереносимость) некоторых живых организмов к лактозе объясняется низкой активностью или отсутствием у них фермента лактазы.

В фармации лактоза применяется при изготовлении порошков и таблеток (она менее гигроскопична, чем сахар), а также как питательное средство для грудных детей.

Лактоза может подвергаться различным видам брожения – молочнокислому (при приготовлении простокваши, сметаны, йогурта), смешанному



(молочнокислому и спиртовому при производстве кумыса и кефира), пропионовокислому (при изготовлении некоторых видов сыров). Нежелательным видом брожения лактозы является маслянокислое – это приводит к резкому снижению пищевой и биологической ценности молока и молочных продуктов.

При нагревании водных растворов лактозы до температуры 100 °С и выше (в щелочной среде – до более низкой температуры) происходит трансформация глюкозного остатка в молекуле лактозы во фруктозный и образуется лактулоза ( $\beta$ -D-галактопиранозил-(1 $\rightarrow$ 4)- $\beta$ -D-фруктофураноза, рисунок 4.29).

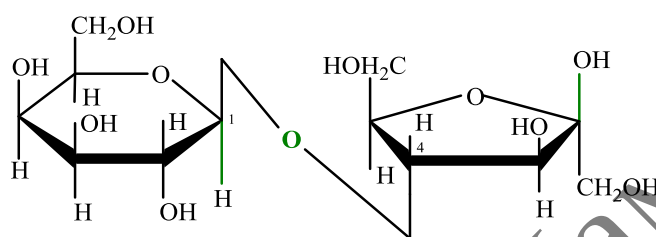


Рисунок 4.29 – Структурная формула лактулозы

Лактулоза хорошо растворяется в воде, в 1,6–2 раза более сладкая в сравнении с лактозой. Является бифидогенным фактором, используется в производстве продуктов детского питания, применяется в медицине при лечении различных кишечных заболеваний, цирроза печени и диабета.

*Сахароза* – представитель невосстанавливающих дисахаридов. Источниками данного соединения являются сахарный тростник, сахарная свекла (до 28 % от сухого вещества), соки растений и плодов.

Сахароза состоит из остатка  $\alpha$ -D-глюкозы и остатка  $\beta$ -D-фруктозы, соединенных между собой  $\alpha$ -1,2-гликозид-гликозидным типом связи (рисунок 4.30).

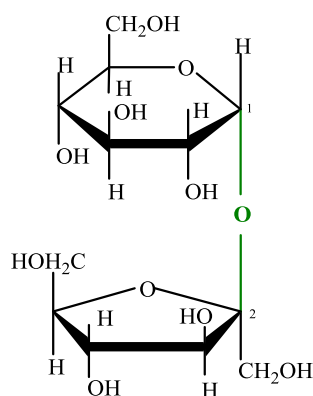


Рисунок 4.30 – Структурная формула сахарозы

В молекуле сахарозы отсутствуют свободные гликозидные гидроксилы, поэтому она не обладает способностью к цикло-оксо-таутомерии и не дает реакций с реактивами Толленса и Фелинга. Растворы сахарозы не мутируют.

Сахароза вращает плоскость поляризации света вправо. Удельное вращение ее водного раствора составляет:  $[\alpha]_D^{20} = +66,5^\circ$ . При гидролизе сахароза превращается в смесь равных количеств глюкозы и фруктозы. При этом фруктоза обладает более сильным левым вращением ( $[\alpha]_D^{20} = -92^\circ$ ), чем глюкоза правым ( $[\alpha]_D^{20} = +52,5^\circ$ ), вследствие чего раствор гидролизованного сахара имеет левое вращение. В связи с изменением с правого вращения раствора на левое гидролиз тростникового сахара получил название *инверсии*. Смесь равных количеств глюкозы и фруктозы, образовавшаяся в результате гидролиза тростникового сахара, называется *инвертным сахаром*. Природным инвертным сахаром является мед, состоящий в основном из равных количеств глюкозы и фруктозы.

В организме человека и животных расщепление сахарозы происходит в тонком отделе кишечника под действием фермента *сахаразы* до  $\alpha$ -D-глюкозы и  $\beta$ -D-фруктозы.

### **Гомополисахариды (гомогликаны)**

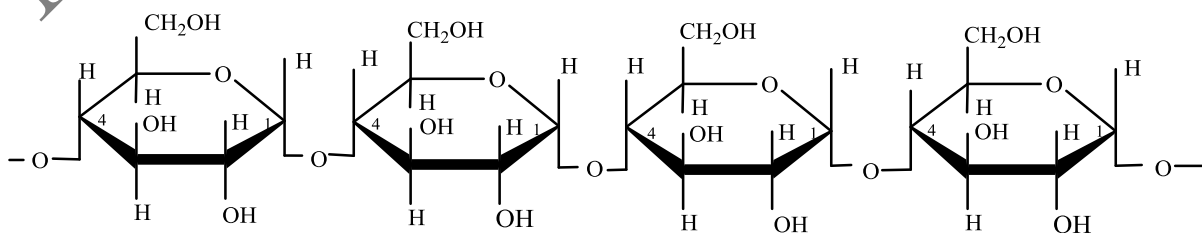
К наиболее распространенным гомополисахаридам относятся крахмал, гликоген, целлюлоза, хитин.

*Крахмал* образуется в растениях в процессе фотосинтеза и запасается в клубнях, корнях, семенах. В картофеле содержание крахмала составляет 12 % – 24 %; в зернах кукурузы 57 % – 72 %, риса, пшеницы, ржи, гречихи, проса, ячменя – 48 % – 55 %, овса – 36 %, в сое – 4 %.

Крахмал представляет собой белое, аморфное вещество. В холодной воде он нерастворим, в горячей набухает и некоторая его часть постепенно растворяется с образованием клейстера. При быстром нагревании крахмала за счет содержащейся в нем влаги (10 % – 20 %) происходит гидролитическое расщепление макромолекулярной цепи на более мелкие фрагменты с образованием смеси полисахаридов, называемых *декстринами*. Крахмал муки, превращенный в декстрины, легче усваивается вследствие большей растворимости.

Крахмал накапливается в растительных клетках в виде гранул и представляет собой смесь двух полисахаридов: *амилозы* (10 % – 20 %) и *амилопектина* (80 % – 90 %).

Цепь *амилозы* неразветвленная, включает от 200 до 1000 глюкозных остатков, связанных между собой  $\alpha(1\rightarrow4)$ -гликозид-гликозными связями (рисунок 4.31).



**Рисунок 4.31 – Структурный фрагмент амилозы**

Молекулярная масса амилозы составляет в среднем 160 000. Цепь амилозы свернута в спираль, каждый виток которой содержит в среднем 6 моносахаридных звеньев. Во внутренний канал спирали могут входить соответствующие по размеру молекулы (например, молекулы йода), образуя комплексы, которые называют *соединениями включения*. Комплекс амилозы с йодом имеет синий цвет. Это используется в аналитических целях для обнаружения как крахмала, так и йода (йодкрахмальная проба). Амилоза растворима в горячей воде и не образует клейстер.

*Амилопектин* в отличие от амилозы имеет разветвленное строение (рисунок 4.32).

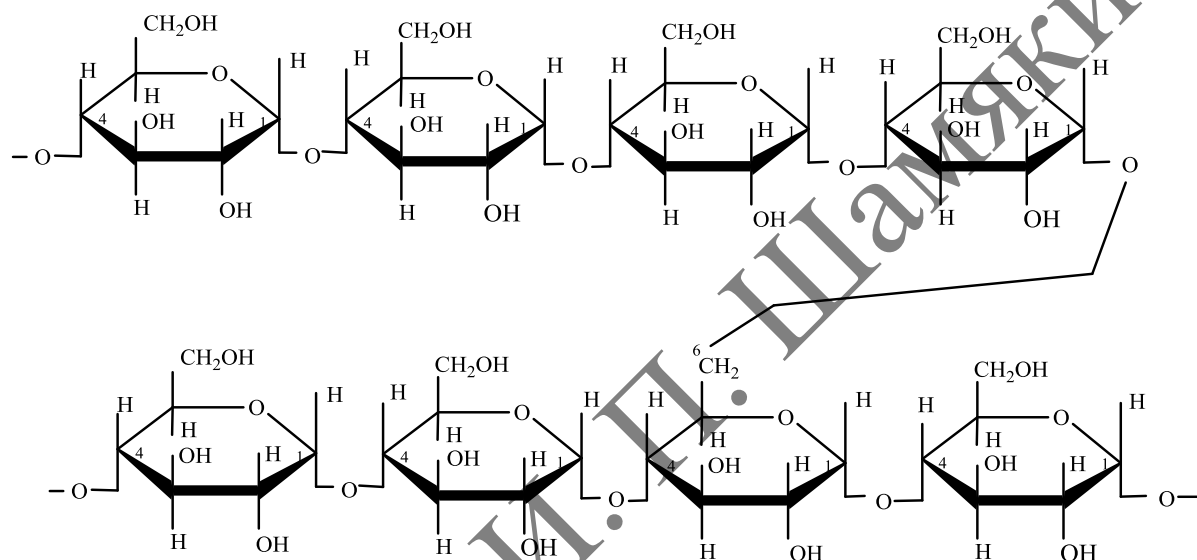


Рисунок 4.32 – Структурный фрагмент амилопектина

В линейных участках глюкозные остатки соединены  $\alpha(1\rightarrow4)$ -, а в точках разветвления –  $\alpha(1\rightarrow6)$ -гликозид-гликозными связями. Между точками разветвления располагаются 20–25 остатков глюкозы.

Молекулярная масса амилопектина составляет 1–6 млн. В горячей воде он образует клейстер. Окрашивается йодом в фиолетовый цвет.

Гидролиз крахмала в желудочно-кишечном тракте организма человека и животных происходит с участием ферментов  $\alpha$ -амилазы (расщепляет  $\alpha(1\rightarrow4)$ -гликозид-гликозные связи в линейных участках) и амило- $\alpha$ -1,6-гликозидазы (расщепляет  $\alpha(1\rightarrow6)$ -гликозид-гликозные связи в точках разветвления).

Крахмал обладает выраженным обволакивающим, противовоспалительным и подсушивающим действием.

В качестве пищевой добавки крахмал используется для загущения многих пищевых продуктов, приготовления киселей, заправок и соусов.

*Гликоген* по химической природе напоминает амилопектин, однако отличается большей разветвленностью молекулы (она почти в 2 раза выше). Между точками разветвления располагается 10–12 глюкозных звеньев.

Сильное разветвление способствует быстрому отщеплению концевых глюкозных остатков.

Молекулярная масса гликогена в среднем около 100 млн. Такой размер макромолекул препятствует выходу их из клетки, содействуя выполнению функции резервного углевода, пока не возникнет потребности в энергии.

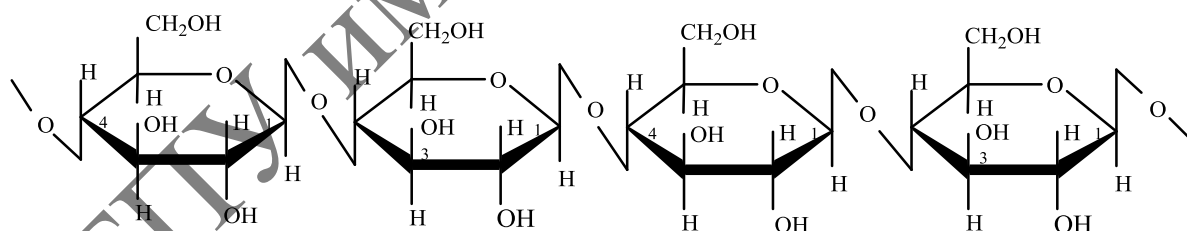
Гликоген откладывается в основном в мышечной ткани и в печени. Мышечный гликоген является источником энергии (АТФ), особенно в условиях интенсивной мышечной работы при дефиците кислорода. Процесс распада мышечного гликогена до молочной кислоты, называемый *гликогенолизом*, лежит в основе *созревания мяса*.

Печеночный гликоген является источником глюкозы в период между приемами пищи. Его запасов обычно хватает на 12–18 часов.

Гликоген легко гидролизуется в кислой среде с образованием глюкозы. Это свойство широко используется в анализе тканей на содержание гликогена: с помощью щелочи его извлекают из тканей, осаждают спиртом, гидролизуют в кислой среде и определяют количество образовавшейся глюкозы.

*Целлюлоза* (клетчатка) – наиболее распространенный растительный полисахарид. Она обладает высокой механической прочностью и выполняет роль опорного материала растений. Наиболее чистая целлюлоза содержится в семенных волокнах хлопчатника (92 % – 95 %), волокнах льна (75 % – 90 %), в древесине (40 % – 70 %), в камыше, злаках, подсолнечнике (30 % – 40 %).

Целлюлоза состоит из остатков  $\beta$ -D-глюкопиранозы, соединенных  $\beta(1\rightarrow4)$ -гликозид-гликозными связями (рисунок 4.33).



**Рисунок 4.33 – Структурный фрагмент молекулы целлюлозы**

Количество глюкозных остатков в молекуле целлюлозы может достигать 12 000.  $\beta$ -конфигурация аномерного атома углерода в этих остатках приводит к тому, что молекула целлюлозы имеет линейное строение, что способствует образованию водородных связей как внутри цепей, так и между соседними цепями (рисунок 4.34). Это придает целлюлозе высокую механическую прочность, волокнистость, нерастворимость в воде, химическую инертность и объясняет функцию опорного материала для построения клеточных стенок растений.

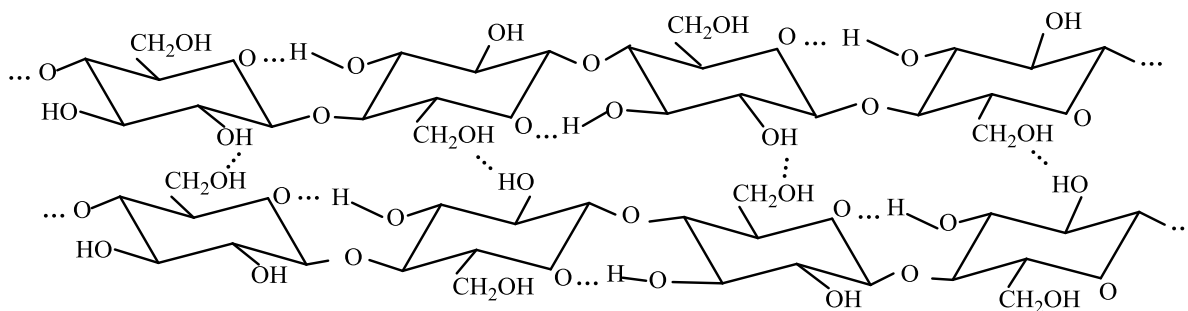


Рисунок 4.34 – Образование водородных связей в молекуле целлюлозы

В организме человека и большинства животных нет ферментов, расщепляющих клетчатку, однако она является необходимым для нормального питания балластным веществом. Микрофлора рубца жвачных животных и слепой кишки лошадей синтезирует фермент целлюлазу, которая расщепляет  $\beta(1\rightarrow4)$ -гликозид-гликозные связи и превращает клетчатку до дисахарида целлобиозы.

Клетчатка является важным сырьем для целлюлозно-бумажной и текстильной отраслей промышленности.

Большое практическое значение имеют эфирные производные целлюлозы: *ацетаты* (искусственный шелк), *ксантогенаты* (вискозное волокно, целлофан), *нитраты* (взрывчатые вещества, коллоксилин).

*Хитин* подобно целлюлозе в растениях выполняет опорные и механические функции в животных организмах (роговые оболочки насекомых, ракообразных). Макромолекулы хитина не разветвлены. Хитин построен из остатков N-ацетил- $\beta$ -D-глюкозамина, связанных  $\beta$ -1,4-гликозид-гликозными связями (рисунок 4.35).

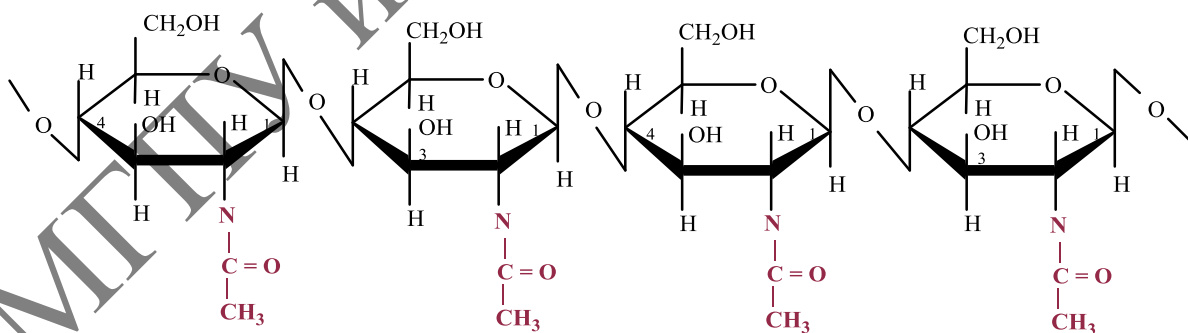


Рисунок 4.35 – Структурный фрагмент молекулы хитина

### *Гетерополисахариды (гетерогликаны)*

Среди гетерополисахаридов достаточно подробно изучены гиалуроновая кислота; хондроитинсульфаты; гепарин.

*Гиалуроновая кислота* содержится в суставной жидкости, пупочном канатике, оболочке яйцеклетки, хрящах, стекловидном теле глаза. Она

состоит из дисахаридных фрагментов, соединенных между собой  $\beta(1\rightarrow4)$ -гликозид-гликозными связями. Дисахаридный фрагмент в свою очередь включает остаток глюкуроновой кислоты и остаток ацетил- $\beta$ -D-глюкозамина, связанные между собой  $\beta(1\rightarrow3)$ -гликозид-гликозным типом связи (рисунок 4.36).

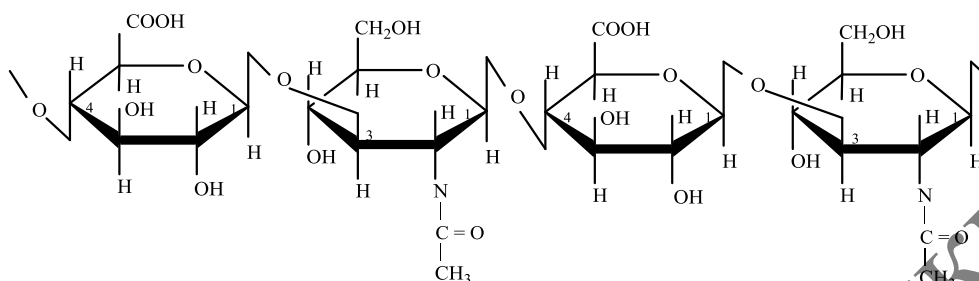


Рисунок 4.36 – Структурный фрагмент молекулы гиалуроновой кислоты

Гиалуроновая кислота имеет большую молекулярную массу (2–7 млн), ее растворы гиалуроновой кислоты обладают высокой вязкостью, с чем связана ее барьерная функция, обеспечивающая непроницаемость соединительной ткани для патогенных микроорганизмов.

*Хондроитинсульфаты* находятся в коже, хрящах, сухожилиях. Они состоят из дисахаридных фрагментов N-ацетилированного хондрозина, соединенных  $\beta(1\rightarrow4)$ -гликозид-гликозными связями. Дисахаридный компонент включает остаток  $\beta$ -D-глюкуроновой кислоты и остаток N-ацетил- $\beta$ -D-галактозамина, связанных между собой  $\beta(1\rightarrow3)$ -гликозид-гликозным типом связи (рисунок 4.37).

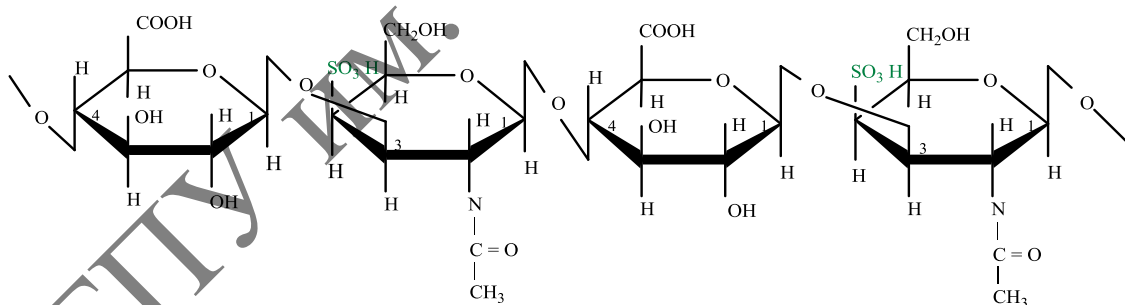


Рисунок 4.37 – Структурный фрагмент молекулы 4-хондроитинсульфата

Сульфатная группа образует эфирную связь с гидроксильной группой N-ацетил- $\beta$ -D-галактозамина, находящейся в 4-м или 6-м положении. Соответственно различают хондроитин-4-сульфат и хондроитин-6-сульфат. Молекулярная масса хондроитинсульфатов колеблется в пределах 10 000–60 000.

Хондроитинсульфаты, как и гиалуроновая кислота, содержатся не в свободном, а в связанном виде с полипептидными цепями белков, образуя углеводсодержащие смешанные биополимеры (протеогликаны), которые составляют основу клеток и жидкостей животных организмов.

В гепарине в состав повторяющихся дисахаридных фрагментов входят остатки D-глюкозамина и двух уроновых кислот – D-глюкуроновой и L-идуроновой. Компоненты дисахаридного фрагмента связываются между собой  $\alpha(1\rightarrow4)$ -гликозид-гликозной связью. Дисахаридные фрагменты соединяются  $\alpha(1\rightarrow4)$ -связью, если фрагмент оканчивается L-идуроновой кислотой и  $\beta(1\rightarrow4)$ -связью, когда фрагмент оканчивается D-глюкуроновой кислотой (рисунок 4.38).

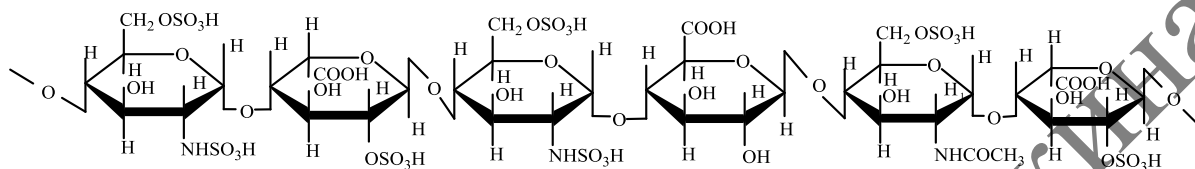


Рисунок 4.38 – Структурный фрагмент молекулы гепарина

Аминогруппа у большинства остатков D-глюкозамина сульфатирована, у некоторых – ацетилирована. На один дисахаридный фрагмент может приходиться до 3 сульфатных групп. Молекулярная масса гепарина составляет 16 000–20 000.

Гепаринсульфат как структурный компонент стенок кровеносных сосудов содержит аналогичные дисахаридные единицы, но содержит больше N-ацетильных групп и меньше сульфатных.

Гепарин препятствует свертыванию крови, т. е. проявляет *антикоагулянтные свойства*. Он уменьшает агрегацию тромбоцитов, повышает сосудистую проницаемость, оказывает спазмолитическое действие, задерживает превращение протромбина в тромбин.

## ТЕМА 5. ЛИПИДЫ

**Липиды** (от греч. *lipos* – жир) представляют собой относительно разнородную в химическом отношении группу органических соединений, содержащихся в клетках живых организмов, не растворимых в воде и растворимых в ряде органических растворителей (хлороформе, бензоле, бензине, ацетоне, эфире и др.).

Среднее содержание липидов в организме человека и животных составляет 10 %. Они выполняют ряд биологически важных функций (таблица 5.1).

Таблица 5.1 – Функции липидов и их характеристики

Функции липидов	Характеристика
Энергетическая	Триацилглицеролы (жиры) являются запасным энергетическим топливом. При окислении 1 г жира высвобождается 38,9 кДж (9,3 ккал) энергии
Структурная	Фосфолипиды и гликолипиды входят в состав клеточных мембран
Защитная	Покрывая жизненно важные органы, липиды предохраняют их от механических повреждений
Терморегуляторная	Жиры являются хорошим теплоизолятором. При охлаждении организма за счет энергии триацилглицеролов происходит генерирование тепла
Регуляторная	Гормоны глюкокортикоиды, минералокортикоиды, андрогены, эстрогены, гестагены по химической природе относятся к липидам. Они участвуют в регуляции обменных процессов и физиологических функций организма животных и человека. Арахидоновая кислота является предшественником биологически активных соединений эйкозаноидов (простагландинов, тромбоксанов, лейкотриенов), обладающих широким спектром регуляторного действия
Растворители ряда органических соединений	В липидах растворимы витамины А, D, Е, К, F и Q, что обеспечивает их всасывание в тонком отделе кишечника
Источники эндогенной воды	При окислении 100 г жира образуется 107 г воды

### Классификация липидов

Липиды классифицируют в зависимости от их строения и свойств (таблица 5.2).



Таблица 5.2 – Классификационные критерии липидов

Группы липидов	Характеристика
<i>По физиологическому значению</i>	
Структурные липиды	Фосфолипиды и гликолипиды являются структурными компонентами клеточных мембран
Резервные липиды	Триацилглицеролы (жиры) являются резервным источником энергии
Регуляторные липиды	Гормоны стероидной природы (глюкокортикоиды, минералкортикоиды, андрогены, эстрогены, гестагены) принимают участие в регуляции биохимических процессов и физиологических функций организма животных и человека
<i>На основании химического строения</i>	
Липидные мономеры	Жирные кислоты; стеролы; изопреноиды и их производные
Многокомпонентные липиды	Простые липиды (ацилглицеролы, воски, стериды) построены по принципу сложных эфиров и состоят из двух компонентов (спирт + жирная кислота). Сложные или смешанные липиды (глицерофосфолипиды; сфингофосфолипиды; гликолипиды) состоят из 3-х и более компонентов
<i>По физико-химическим свойствам</i>	
Нейтральные	Ди- и триацилглицеролы; воски; каротиноиды; стероиды. Они хорошо растворимы в неполярных растворителях, не образуют ламеллярных структур
Амфифильные	Фосфолипиды; гликолипиды; жирные кислоты и их соли; моноацилглицеролы. Малорастворимы в неполярных растворителях. В небольших концентрациях формируют мицеллы и бислойные структуры
Жирорастворимые витамины	Витамины А, D, Е, К, F, Q. Разнообразны по структуре, имеют небольшую полярную группу и протяженную углеводородную часть, хорошо встраиваются в мембраны

В зависимости от способности к щелочному гидролизу (омылению) липиды также подразделяют на *омыляемые* и *неомыляемые*. К омыляемым липидам относят жиры, воски, фосфолипиды, гликолипиды. Представителями неомыляемых липидов являются стероиды.

### ***Триацилглицеролы (жиры)***

*Триацилглицеролы* представляют собой сложные эфиры, образованные трехатомным спиртом глицерином и 3 молекулами жирных кислот.

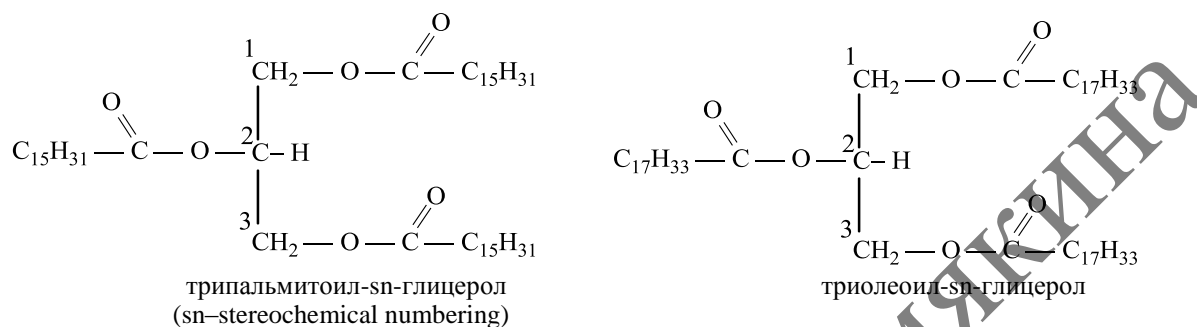
Кислоты, входящие в состав жиров и других групп липидов, подразделяются на насыщенные (предельные) и ненасыщенные (непредельные) (таблица 5.3).

Таблица 5.3 – Насыщенные и ненасыщенные жирные кислоты

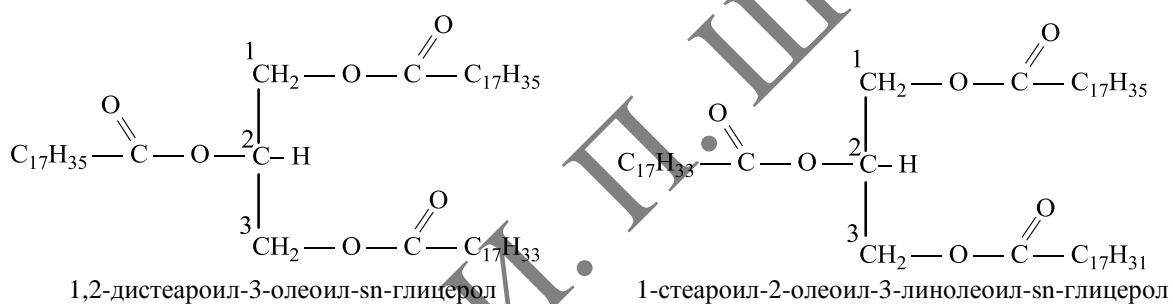
Кислота	Число атомов С и связей С=C	Структурная формула
<i>Насыщенные (предельные) жирные кислоты</i>		
Масляная	C <sub>4:0</sub>	H <sub>3</sub> C – (CH <sub>2</sub> ) <sub>2</sub> – COOH
Капроновая	C <sub>6:0</sub>	H <sub>3</sub> C – (CH <sub>2</sub> ) <sub>4</sub> – COOH
Каприловая	C <sub>8:0</sub>	H <sub>3</sub> C – (CH <sub>2</sub> ) <sub>6</sub> – COOH
Каприновая	C <sub>10:0</sub>	H <sub>3</sub> C – (CH <sub>2</sub> ) <sub>8</sub> – COOH
Лауриновая	C <sub>12:0</sub>	H <sub>3</sub> C – (CH <sub>2</sub> ) <sub>10</sub> – COOH
Миристиновая	C <sub>14:0</sub>	H <sub>3</sub> C – (CH <sub>2</sub> ) <sub>12</sub> – COOH
Пальмитиновая	C <sub>16:0</sub>	H <sub>3</sub> C – (CH <sub>2</sub> ) <sub>14</sub> – COOH
Стеариновая	C <sub>18:0</sub>	H <sub>3</sub> C – (CH <sub>2</sub> ) <sub>16</sub> – COOH
Арахидиновая	C <sub>20:0</sub>	H <sub>3</sub> C – (CH <sub>2</sub> ) <sub>18</sub> – COOH
<i>Ненасыщенные (непредельные) жирные кислоты</i>		
Пальмитолеиновая	C <sub>16:1</sub> (Δ <sup>9</sup> )	<sup>16</sup> H <sub>3</sub> C – (CH <sub>2</sub> ) <sub>5</sub> – CH = CH – (CH <sub>2</sub> ) <sub>7</sub> – COOH <sup>1</sup>
Олеиновая	C <sub>18:1</sub> (Δ <sup>9</sup> )	<sup>18</sup> H <sub>3</sub> C – (CH <sub>2</sub> ) <sub>7</sub> – CH = CH – (CH <sub>2</sub> ) <sub>7</sub> – COOH <sup>1</sup>
Линолевая	C <sub>18:2</sub> (Δ <sup>9,12</sup> ) ω-6	<sup>18</sup> H <sub>3</sub> C – (CH <sub>2</sub> ) <sub>4</sub> – CH = CH – CH <sub>2</sub> – CH = CH – (CH <sub>2</sub> ) <sub>7</sub> – COOH <sup>1</sup>
α-линоленовая	C <sub>18:3</sub> (Δ <sup>9,12,15</sup> ) ω-3	<sup>18</sup> H <sub>3</sub> C – CH <sub>2</sub> – CH = CH – CH <sub>2</sub> – CH = CH – CH <sub>2</sub> – CH = CH – (CH <sub>2</sub> ) <sub>7</sub> – COOH <sup>1</sup>
Арахидоновая	C <sub>20:4</sub> (Δ <sup>5,8,11,14</sup> ) ω-6	<sup>20</sup> H <sub>3</sub> C – (CH <sub>2</sub> ) <sub>4</sub> – CH = CH – CH <sub>2</sub> – CH = CH – CH <sub>2</sub> – CH = CH – CH <sub>2</sub> – CH = CH – (CH <sub>2</sub> ) <sub>3</sub> – COOH <sup>1</sup>

По систематической номенклатуре жиры называют как производные глицерола, в котором атомы водорода гидроксильных групп замещены на ацильные остатки, наличие которых отражается с помощью тривиальных названий соответствующих кислот с использованием суффикса -оил.

Простые жиры содержат 3 остатка одной и той же жирной кислоты (рисунок 5.1), смешанные – разных кислот (рисунок 5.2).



**Рисунок 5.1 – Структурные формулы трипальмитоилглицерола и триолеоилглицерола как представителей простых жиров**



**Рисунок 5.2 – Структурные формулы 1,2-дистеароил-3-олеоилоилглицерола и 1-стеароил-2-олеоил-3-линолеоилглицерола как представителей смешанных жиров**

Природные жиры в основном представляют собой смеси смешанных триацилглицеролов. При этом в жирах животного происхождения в основном преобладают остатки насыщенных кислот, а в растительных жирах, называемых маслами, – ненасыщенных.

### **Физические свойства триацилглицеролов**

Жиры представляют собой нейтральные вещества, не растворимые в воде, умеренно растворимые в спирте и хорошо растворимые во многих неполярных и малополярных органических растворителях (эфире, бензоле, бензине, ацетоне, хлороформе).

При добавлении эмульгаторов (белков, мыл, желчных кислот) жиры образуют стойкие водные эмульсии.

Консистенция жиров зависит от их состава. В твердых жирах больше остатков насыщенных кислот и, соответственно, выше температура плавления и застывания.

Степень ненасыщенности жиров оценивается *йодным числом*, которое показывает массу йода в граммах, присоединяющегося к 100 г жира по месту

разрыва двойных связей. Данный показатель выше у растительных жиров (таблица 5.4), так как в их составе преобладают остатки ненасыщенных жирных кислот.

Таблица 5.4 – Физико-химические характеристики некоторых жиров растительного и животного происхождения

Вид жира	Йодное число, г I <sub>2</sub> /100 г жира	Температура плавления, °С	Температура застывания, °С
Оливковое масло	72–89	–	0 ... –6
Подсолнечное масло	119–136	–	–15 ... –19
Кукурузное масло	111–133	–	–10 ... –20
Рапсовое масло	94–103	–	0 ... –10
Говяжий жир	32–47	42–52	30–38
Бараний жир	31–46	44–56	33–45
Свиной жир	46–66	36–46	22–32
Молочный жир	28–45	28–33	18–23

### Химические свойства триацилглицеролов

Жиры подвергаются гидролизу, омылению, а также вступают в реакцию гидрогенизации.

*Гидролиз жиров* сопровождается образованием глицерола и жирных кислот (рисунок 5.3).

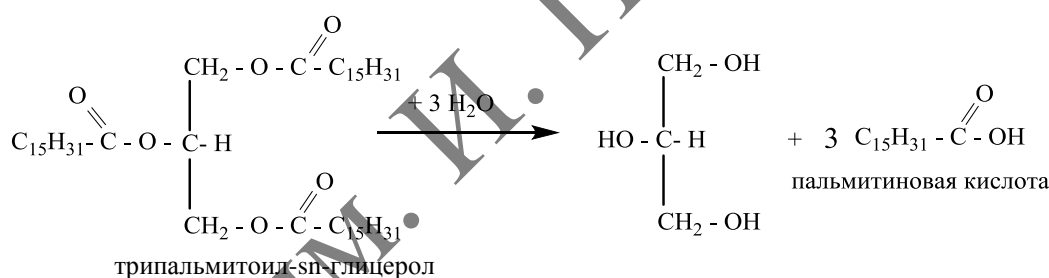


Рисунок 5.3 – Схема гидролиза триацилглицерола

В организме человека и животных данный процесс протекает в тонком отделе кишечника при участии фермента липазы, выделяемой поджелудочной железой. При этом жиры должны быть в эмульгированном состоянии, которому способствуют соли желчных кислот.

При щелочном гидролизе (*омылении*) жиров (рисунок 5.4) образуются глицерин и соли жирных кислот, называемые *мылами*.

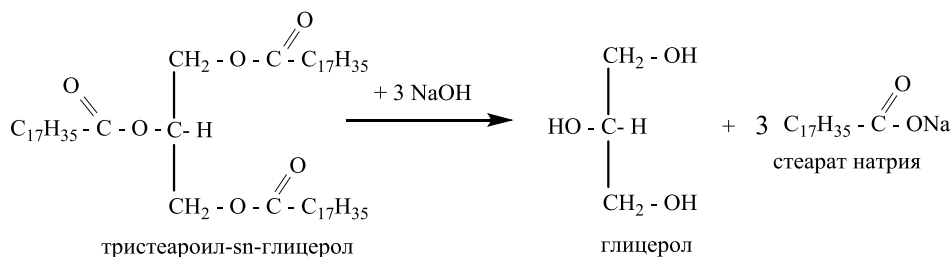
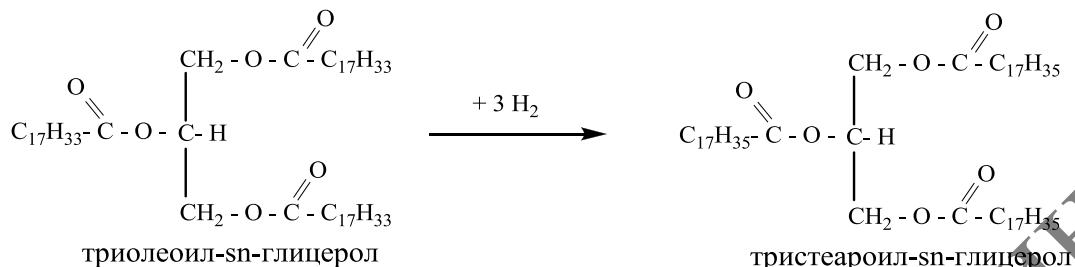


Рисунок 5.4 – Схема щелочного гидролиза (омыления) триацилглицерола

*Гидрогенизация* триацилглицеролов (рисунок 5.5) лежит в основе превращения жидких жиров (растительных масел) в твердые жиры. Данный процесс подобно алкенам проводят в присутствии катализаторов (Ni, Pt), при высокой температуре (160 °С – 200 °С) и давлении (0,2–1,5 МПа).



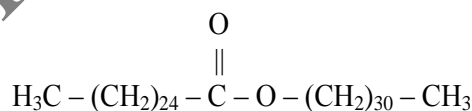
**Рисунок 5.5 – Схема гидрогенизации при превращении жидких жиров в твердые**

Твердые жиры по сравнению с жидкими менее подвержены окислению, из них получают мыла. Такие жиры используются и в пищевых целях. Примером гидрогенизированного жира является *маргарин*, близкий по энергетической ценности к сливочному маслу.

### **Воски**

*Воски* относятся к простым липидам и представляют собой сложные эфиры, образованные высшими жирными кислотами и высшими одноатомными спиртами.

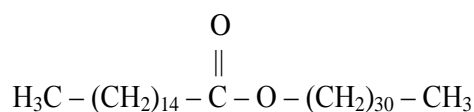
В зависимости от природного происхождения различают растительные и животные воски. У растений воски выполняют защитную функцию, образуя пленку на поверхности листьев, стеблей и плодов. Из растительных восков широко используется карнаубский воск, получаемый из листьев некоторых пальм. Основой данного воска является мирициловый эфир церотиновой кислоты (рисунок 5.6).



**Рисунок 5.6 – Структурная формула мирицилового эфира церотиновой кислоты**

*Карнаубский воск* применяется при изготовлении свеч и полировочных смесей.

Примером воска животного происхождения является пчелиный воск, основу которого составляет мирицилпальмитат (рисунок 5.7).



**Рисунок 5.7 – Структурная формула мирицилового эфира церотиновой кислоты**

*Пчелиный воск* используют для приготовления мазей, пластырей, косметических средств.

### Стероиды

*Стероиды* – широко распространенные в природе соединения. Они составляют неомыляемую фракцию липидов. К настоящему времени известно около 20 000 стероидов. Наряду с природными стероидами известно большое количество полученных синтетически физиологически активных соединений стероидной природы.

К стероидам относятся стеролы (стерины), стериды, желчные кислоты, кортикостероиды и половые гормоны. В своей структуре стероиды содержат ядро циклопентанпергидрофенантрена.

### Стеролы и стериды

*Стеролы (стерины)* представляют собой полициклические ненасыщенные одноатомные спирты, имеющие в 3-м положении гидроксильную группу, а в 17-м положении – боковую цепь.

Важнейшим представителем стеролов являются *холестерол* (рисунок 5.8).

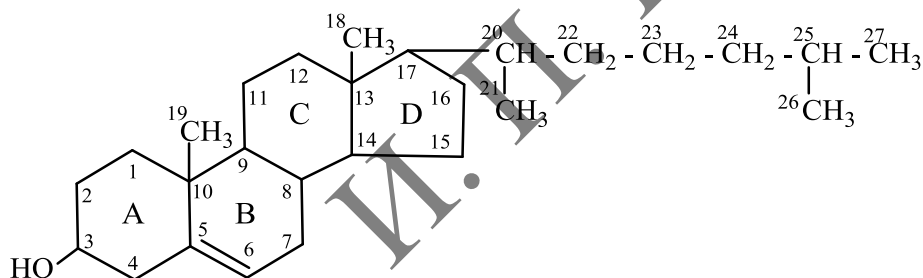


Рисунок 5.8 – Структурная формула холестерина

Кольцевая структура холестерина отличается значительной жесткостью, в то время как боковая цепь, имеющая 8 атомов углерода, – относительной подвижностью.

Гидроксильная группа при  $C_3$  может быть этерифицирована высшей жирной кислотой (рисунок 5.9) с образованием эфиров холестерина – *ацилхолестеролов (холестеридов)*.

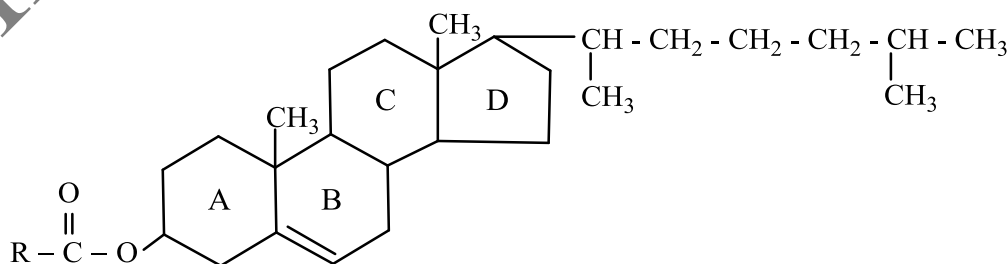


Рисунок 5.9 – Структурная формула этерифицированного холестерина (ацилхолестерола)

В мембранах клеток незтерифицированный (свободный) холестерол вместе с фосфолипидами и белками обеспечивает избирательную проницаемость клеточной мембраны и активность связанных с ней ферментов. При этом гидроксильная группа холестерола обращена к водному (гидрофильному) слою мембраны клетки, а жесткая кольцевая структура погружена во внутренний (гидрофобный) слой мембраны.

В цитоплазме клетки холестерол содержится преимущественно в виде эфиров с жирными кислотами. В плазме крови свободный и этерифицированный холестерол транспортируется в виде сложных белков липопротеинов.

Холестерол используется в организме человека и животных для синтеза желчных кислот и стероидных гормонов.

Нарушение обмена холестерола приводит к отложению его на стенках кровеносных сосудов и уменьшению эластичности их стенок (атеросклерозу).

Примерами стеролов также являются эргостерол (рисунок 5.10), содержащийся в растениях и дрожжах, и 7-дегидрохолестерол (рисунок 5.11), находящийся в подкожной жировой клетчатке.

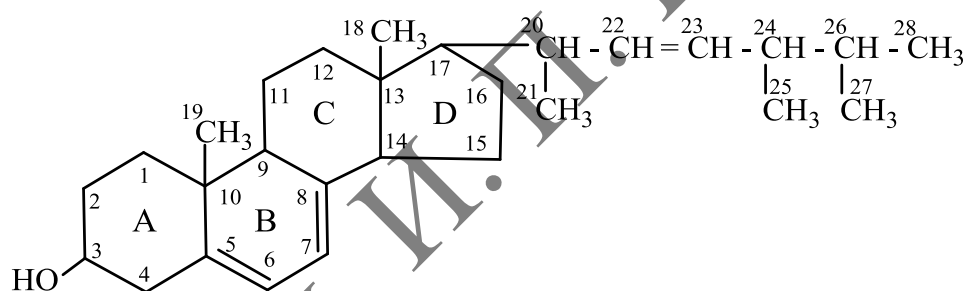


Рисунок 5.10 – Структурная формула эргостерола

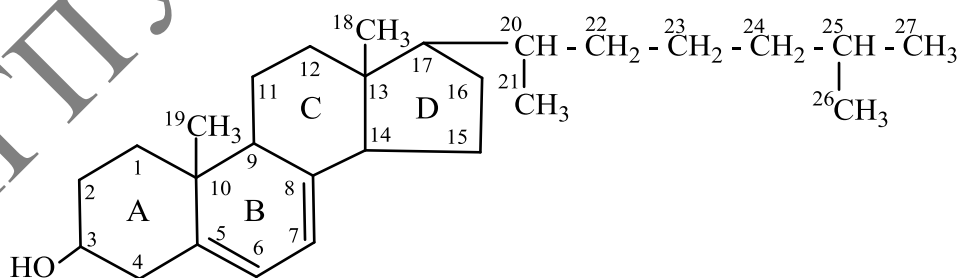


Рисунок 5.11 – Структурная формула 7-дегидрохолестерола

Под действием ультрафиолетового облучения в указанных стеролах происходит разрыв кольца В и образуются витамины D<sub>2</sub> (эргокальциферол) и D<sub>3</sub> (холекальциферол).

### Желчные кислоты

К данной группе соединений относятся холевая, хенодезоксихолевая, дезоксихолевая и литохолевая кислоты. Они являются гидроксипроизводными холановой кислоты.

Холевая кислота (рисунок 5.12) содержит 3 гидроксильных группы (в 3, 7 и 12 положениях), хенодезоксихолевая – 2 (в 3 и 7), дезоксихолевая – 2 (в 3 и 12) и литохолевая – одну (в 3 положении).

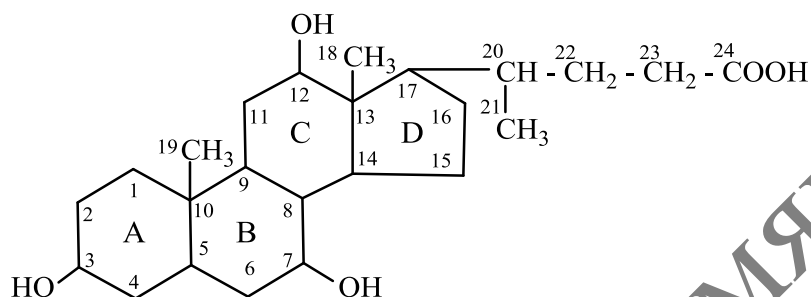


Рисунок 5.12 – Структурная формула холевой кислоты

Желчные кислоты и их конъюгаты обладают эмульгирующими и стабилизирующими свойствами. Они взаимодействуют гидрофобной частью (кольцевой структурой) своей молекулы с жиром, а гидрофильной частью (карбоксильной или сульфатной группой боковой цепи) с водной средой кишечника и способствуют дроблению жира на мелкие частицы (эмульгированию) и их дальнейшему ферментативному расщеплению.

### Стероидные гормоны

К гормонам стероидной природы относятся гормоны коры надпочечников (кортикостероиды) и половые гормоны. Исходным соединением для их образования является холестерин.

Различают 2 основных группы кортикостероидов – *глюкокортикоиды* и *минералокортикоиды*. По химической природе они являются  $C_{21}$ -стероидами.

Глюкокортикоиды образуются в пучковой зоне коры надпочечников. Примером гормонов данной группы является *гидрокортизон* (рисунок 5.13), называемый также *кортизолом*.

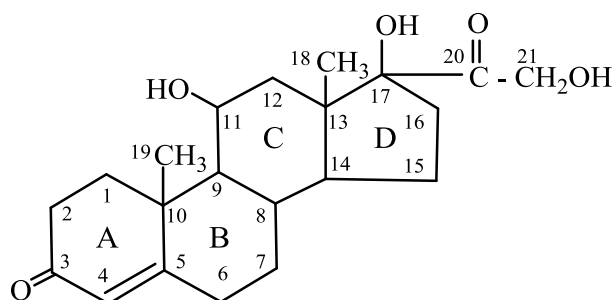


Рисунок 5.13 – Структурная формула гидрокортизона



Глюкокортикоиды участвуют в регуляции углеводного обмена, активируя в печени процесс глюконеогенеза. Они повышают уровень глюкозы в крови, обладают противовоспалительным, противошоковым, антиаллергическим действием. Их широко используют при лечении бронхиальной астмы, экзем, инфекционного гепатита, артритов.

Синтетический кортикостероид *преднизолон* (рисунок 5.14) по своему действию превосходит природные аналоги.

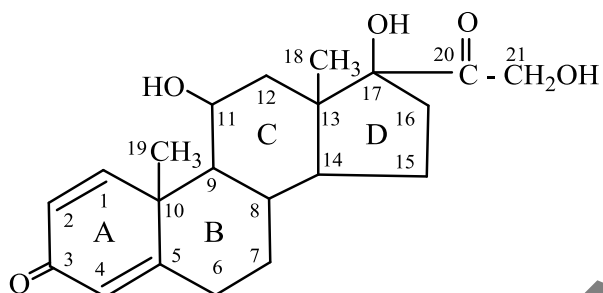


Рисунок 5.14 – Структурная формула преднизолона

Минералокортикоиды образуются в клубочковой зоне коры надпочечников. Наиболее активный гормон этой группы – *альдостерон* (рисунок 5.15).

Минералокортикоиды стимулируют реабсорбцию (обратное всасывание) натрия в почечных канальцах и увеличивают экскрецию калия. Таким образом, они участвуют в регуляции водно-минерального обмена в организме человека и животных.

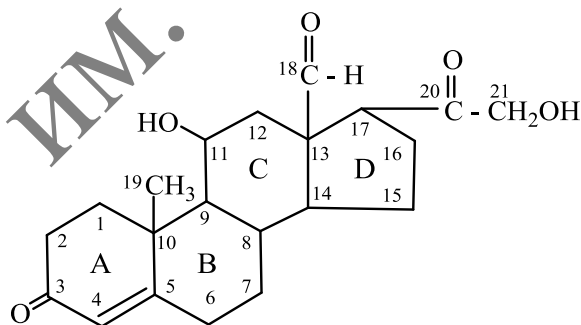


Рисунок 5.15 – Структурная формула альдостерона

Репродуктивные функции организма регулируются мужскими (андрогенами) и женскими (эстрогенами и прогестинами) половыми гормонами.

Андрогены (от греч. *andros* – мужчина) по химической природе представляют собой  $C_{19}$ -стероиды. Они синтезируются в интерстициальных клетках Лейдига семенников. Небольшое количество андрогенов образуется в коре надпочечников и яичниках. Основной представитель андрогенов – тестостерон (рисунок 5.16).

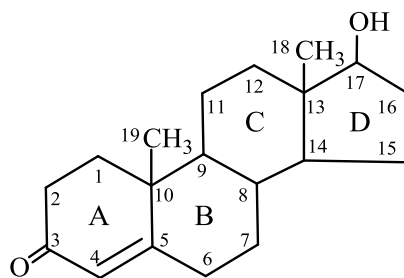


Рисунок 5.16 – Структурная формула тестостерона

Кроме репродуктивных функций андрогены оказывают мощный анаболический эффект во многих тканях организма (в первую очередь в мышцах), выражающийся в стимуляции синтеза белка.

Среди эстрогенов ( $C_{18}$ -стероиды) наиболее активным гормоном является *эстрадиол* (рисунок 5.17), прогестинов (гестагенов;  $C_{21}$ -стероиды) – *прогестерон* (рисунок 5.18). Они синтезируются в яичниках, желтом теле и фетоплацентарном комплексе. Небольшое количество женских половых гормонов может образовываться в коре надпочечников и семенниках.

Помимо обеспечения репродуктивных функций эстрогены оказывают анаболическое действие на кости и хрящи, участвуют в поддержании нормальной структуры кожи и кровеносных сосудов, способствуют образованию оксида азота в сосудах гладких мышц, что стимулирует их расширение и усиливает теплоотдачу.

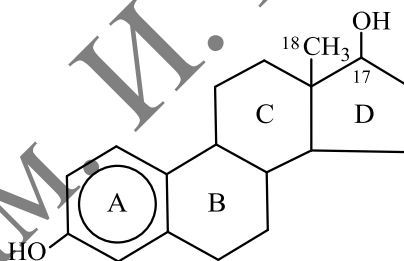


Рисунок 5.17 – Структурная формула эстрадиола

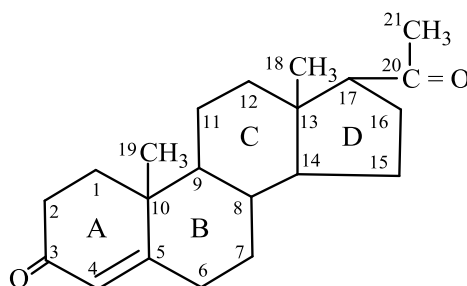


Рисунок 5.18 – Структурная формула прогестерона

Эстрогены также оказывают влияние на метаболизм липидов. Они активируют синтез липопротеинов высокой плотности, тормозят образование липопротеинов низкой плотности, в результате чего снижается уровень холестерина в крови.

### Фосфолипиды

Фосфолипиды (ФЛ) представляют собой разнообразную группу природных липидов. В их молекуле остаток фосфорной кислоты связан с производным многоатомного спирта (глицерола, сфингозина и др.) и какой-либо полярной группировкой.

Для фосфолипидов характерны: амфифильность, высокая поверхностная активность, способность образовывать стабильные коллоидные агрегаты (мицеллы).

К основным функциям фосфолипидов относятся:

- формирование липидного бислоя клеточных мембран;
- образование внешнего слоя липопротеинов плазмы крови.

Отдельные представители исполняют роль вторичных посредников в передаче гормонального сигнала в клетки.

Фосфолипиды накапливаются как запасные соединения в желтках яиц, в семенах бобовых культур.

В зависимости от химического строения выделяют 2 класса фосфолипидов (рисунок 5.19).



Рисунок 5.19 – Классы фосфолипидов

Глицерофосфолипиды являются R<sub>3</sub>-замещенными производными фосфатидной кислоты (1,2-диацилглицерол-3-фосфата) (рисунок 5.20).

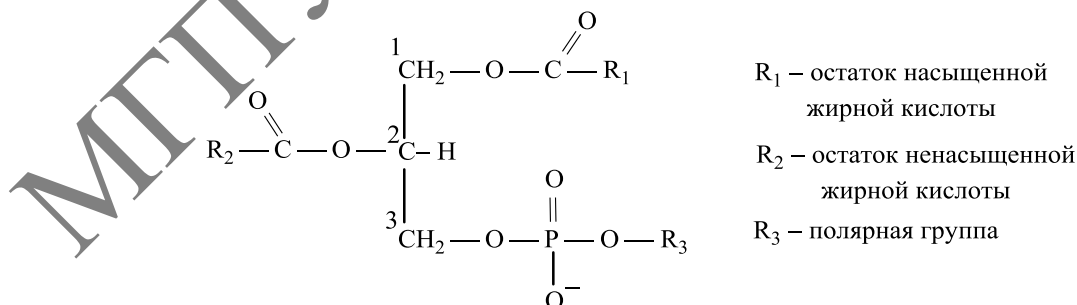


Рисунок 5.20 – Структурная формула глицерофосфолипида

В зависимости от строения полярной R<sub>3</sub>-группы (чаще всего азотистого компонента) выделяют фосфатидилхолины, фосфатидилэтаноамины, фосфатидилсерины, фосфатидилинозитолы и другие группы.

В фосфатидилхолине (рисунок 5.21) полярной группой является азотистый компонент аминоспирт холин, в фосфатидилэтаноламине (рисунок 5.22) – аминоспирт этаноламин (коламин), в фосфатидилсерине (рисунок 5.23) – гидроксиаминокислота серин.

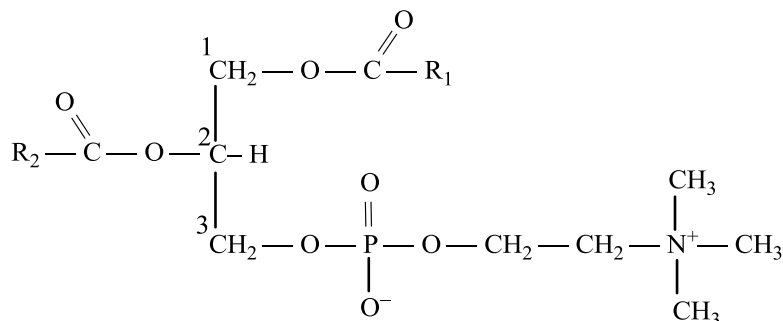


Рисунок 5.21 – Структурная формула фосфатидилхолина

*Фосфатидилхолины*, называемые также лецитинами, составляют около 50 % от всех глицерофосфолипидов. Для них характерна высокая степень мицеллообразования в водных и неполярных средах, они участвуют в регуляции проницаемости клеточных мембран. Фосфатидилхолины используют в качестве диспергаторов, компонентов маргарина, шоколада (пищевая добавка Е 322), моющих и косметических средств.

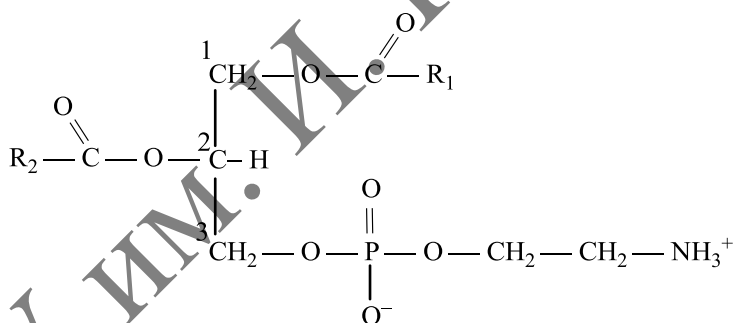


Рисунок 5.22 – Структурная формула фосфатидилэтанолamina

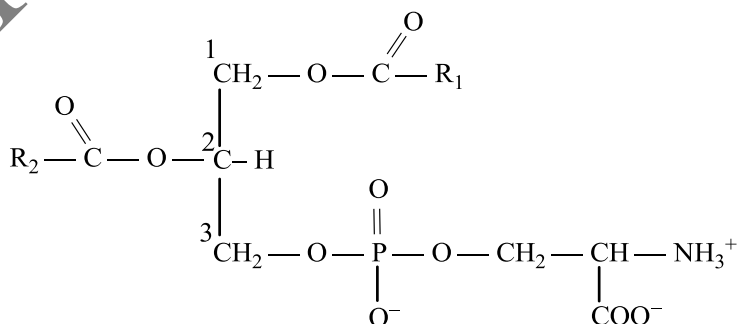


Рисунок 5.23 – Структурная формула фосфатидилсерина

В фосфатидилинозитоле (рисунок 5.24) остаток фосфатидной кислоты связан с циклическим шестиатомным спиртом инозитолом.

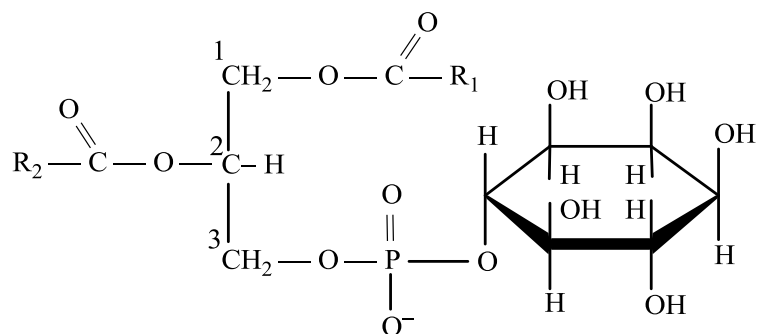


Рисунок 5.24 – Структурная формула фосфатидилинозитола

К глицерофосфолипидам относятся лизофосфолипиды. Они образуются при ферментативном гидролитическом отщеплении ненасыщенной жирной кислоты в молекуле глицерофосфолипидов (рисунок 5.25).

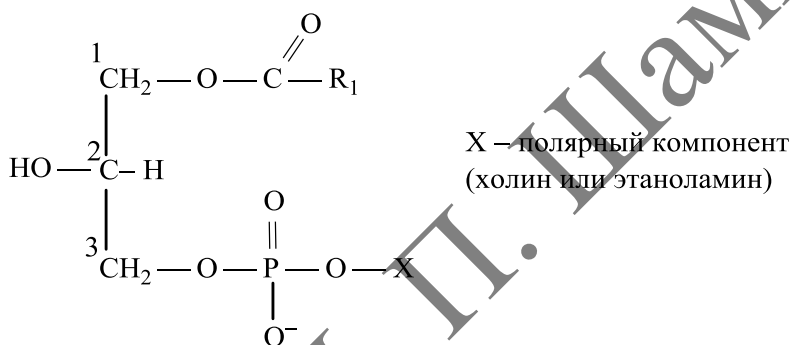


Рисунок 5.25 – Структурная формула лизофосфолипида

Лизофосфолипиды обладают сильным гемолитическим действием.

К глицерофосфолипидам относятся также *плазмалогены* (рисунок 5.26). В R<sub>1</sub>-положении находится α,β-ненасыщенный спирт, содержащий от 12 до 18 углеродных атомов. Он присоединяется простой эфирной связью к –ОН группе при C<sub>1</sub> глицерола. В зависимости от строения полярной R<sub>3</sub>-группы (азотистого компонента) выделяют фосфатидальхолины (плазменилхолины), фосфатидальэтанол амины (плазменилэтанол амины), фосфатидальсерины (плазменилсерины).

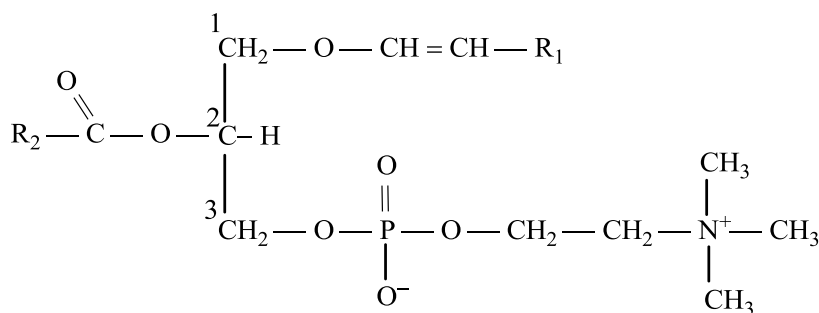


Рисунок 5.26 – Структурная формула плазмалогена фосфатидальхолина

Плазмалогены находятся в мембранах мышц, нервных клеток, эритроцитов, в тканях некоторых беспозвоночных животных. Они обнаружены также в составе мембран термоацидофильных и метанобразующих бактерий.

К наиболее распространенным *сфингофосфолипидам* относятся *сфингомиелины*, находящиеся в мембранах клеток нервной ткани. Они также обнаружены в тканях печени, почек и других органах, в мембранах эритроцитов.

Сфингомиелины (рисунок 5.27) содержат остаток непредельного аминспирта сфингозина, остаток жирной кислоты, азотистый компонент (чаще всего холин) и фосфорную кислоту. Молекула сфингомиелина также имеет гидрофильную (холин, фосфорная кислота) и гидрофобную части (радикал жирной кислоты и сфингозина).

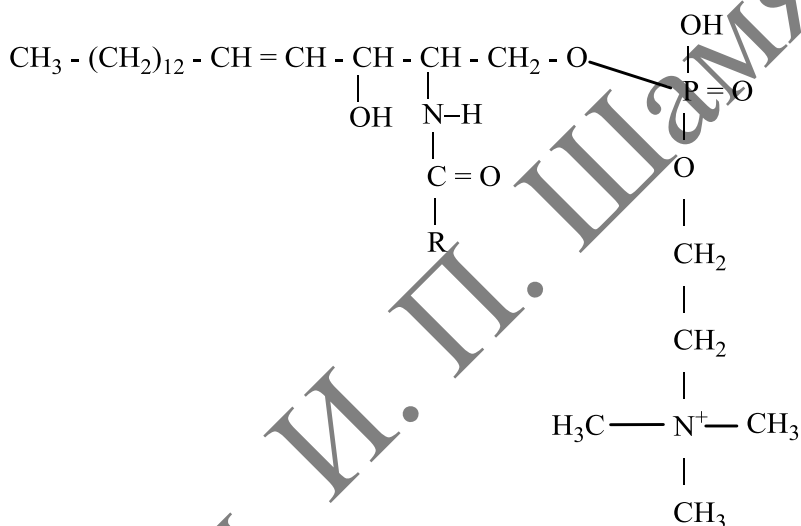


Рисунок 5.27 – Структурная формула сфингомиелина

### Гликолипиды

*Гликолипиды* относятся к многокомпонентным липидам. Они находятся в основном в мембранах клеток нервной ткани. Особенно богаты ими миелиновые оболочки нервов. Гликолипиды также обнаружены в мембранах клеток крови, эпителия тонкого кишечника и других тканей животных, в мембранах хлоропластов растений.

В плазматических мембранах гликолипиды включаются во внешний монослой, а в мембранах органоидов – во внутренний.

Гликолипиды разделяют на 2 группы – *цереброзиды* и *ганглиозиды*.

В состав цереброзидов (рисунок 5.28) входит непредельный двухатомный аминспирт сфингозин, остаток жирной кислоты (лигноцериновой или нервой) или ее гидроксильного производного (цереброновой кислоты) и углеводный компонент –  $\beta$ -D-галактоза (реже  $\beta$ -D-глюкоза). Связывание углевода со сфингозином происходит за счет гликозидной связи. Высшая жирная кислота присоединяется к сфингозину при помощи амидной связи.

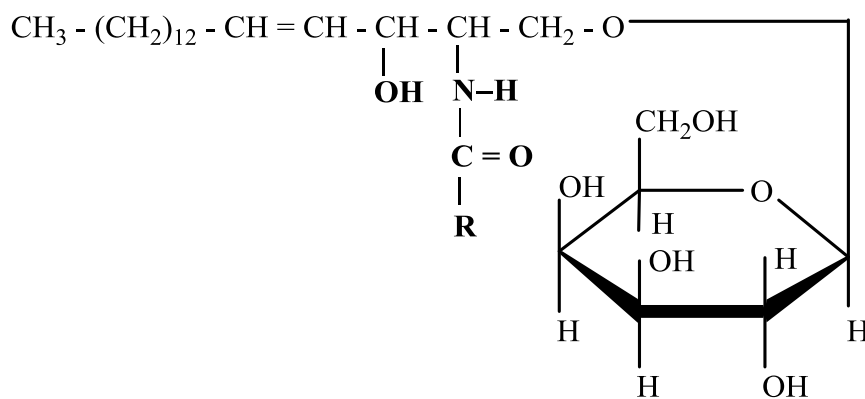


Рисунок 5.28 – Структурная формула цереброзида

В состав ганглиозидов кроме аминоспирта сфингозина входит олигосахаридный фрагмент, содержащий остатки  $\beta$ -D-глюкозы и  $\beta$ -D-галактозы, производных аминосахаров (N-ацетил- $\beta$ -D-галактозамина или N-ацетил- $\beta$ -D-глюкозамина), а также один или несколько остатков N-ацетилнейраминовой кислоты, относящейся к сиаловым кислотам.

Ганглиозиды входят в состав мембран клеток нервной ткани, эритроцитов, гепатоцитов, клеток селезенки и ряда других органов. Примером ганглиозида является гематозид (рисунок 5.29), выделенный из эритроцитов.

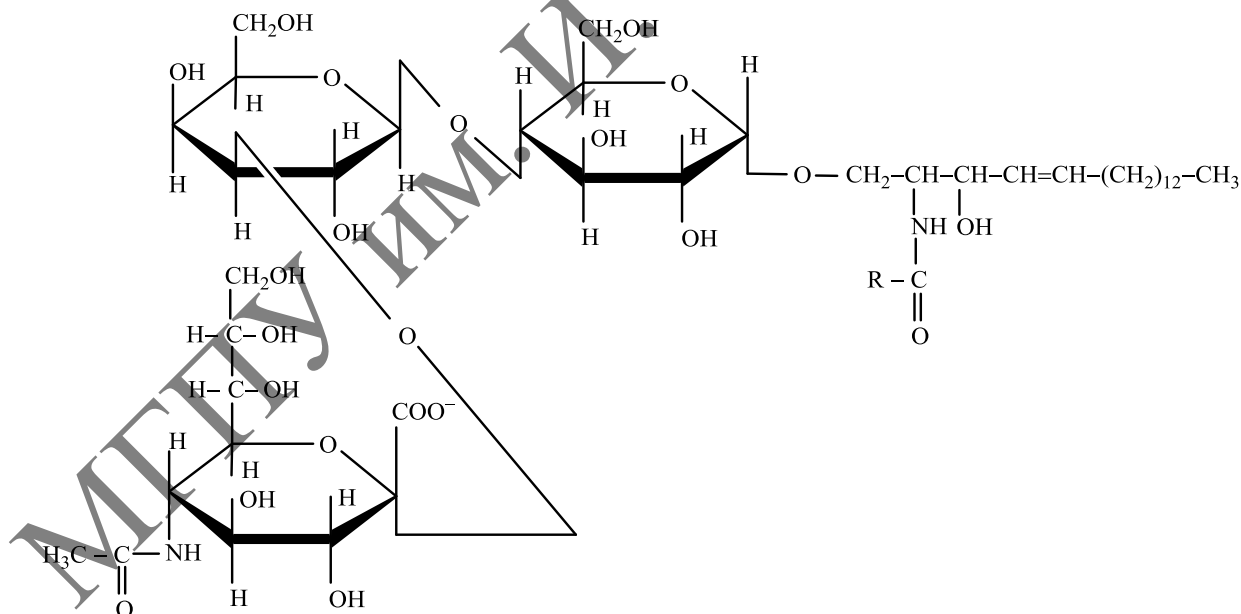


Рисунок 5.29 – Структурная формула ганглиозида гематозид

Ганглиозиды осуществляют контроль и регуляцию межклеточных контактов, участвуют в рецепции пептидных гормонов, серотонина, некоторых вирусов и бактериальных токсинов, выполняют функцию антигенов клеточной поверхности.

## ТЕМА 6. ВИТАМИНЫ

**Витамины** представляют собой низкомолекулярные органические соединения, необходимые в небольших количествах в качестве дополнительных факторов питания для нормальной жизнедеятельности организма.

Витамины: 1) не синтезируются в организме человека и животных; 2) не входят в структуру тканей; 3) не выполняют энергетической функции.

### **Номенклатура и классификация витаминов**

Витамины обозначают буквами латинского алфавита с использованием цифровых индексов ( $A_1$ ,  $D_3$ ,  $K_1$ ,  $B_5$  и т. д.). Каждый витамин имеет химическое название (например, витамин  $A_1$  – ретинол). Физиологическое название витамина учитывает заболевание, возникающее при недостатке данного витамина с добавлением префикса анти-, указывающее на способность этого витамина устранять или предотвращать заболевание (например, витамин  $A_1$  – антиксерофтальмический, витамин  $D_3$  – антирахитический, витамин  $B_{12}$  – антианемический).

По физико-химическим свойствам витамины делятся на две группы: жирорастворимые (витамины А, D, E, К) и водорастворимые (витамины группы В, витамины С и Р).

Выделяют также группу витаминоподобных соединений, часть из которых синтезируется в организме, но обладает витаминными свойствами. К ним относятся жирорастворимые соединения (убихинон; линолевая, линоленовая, арахионовая кислоты) и водорастворимые вещества (холин, инозит, оротовая кислота, пангамовая кислота, карнитин, S-метилметионин, парааминобензойная кислота, липоевая кислота).

### **Природные источники витаминов**

Человек и животные получают витамины соответственно с пищей и кормами растительного и животного происхождения. Первоисточником витаминов являются растения. Частично потребность в витаминах удовлетворяется за счет синтеза некоторых витаминов микроорганизмами в желудочно-кишечном тракте, особенно у взрослых жвачных животных.

Некоторые витамины поступают в организм в виде предшественников – провитаминов, которые под действием специфических факторов превращаются в соответствующие витамины. Например, каротин, содержащийся в растениях, в организме человека и животных под действием фермента каротиндиоксигеназы превращается в витамин  $A_1$ .

Отдельные витамины представляют собой группу близких по химической структуре соединений, обладающих сходным биологическим, но различным по силе эффектом. Такие соединения называют *витамерами*. Примерами витамеров являются витамины  $A_1$  и  $A_2$ ;  $D_2$  и  $D_3$ ;  $K_1$  и  $K_2$  и т. д.



Существуют также *антивитамины*. Это вещества, подавляющие действие витаминов. Различают 3 группы антивитаминов:

1) структурные аналоги витаминов. Будучи близкими по химической структуре к соответствующим витаминам, они вытесняют их из биохимических процессов;

2) соединения, образующие с витаминами комплексы, не усваиваемые организмом. Например, гликопротеин авидин, содержащийся в сыром яичном белке, связывается в нерастворимый комплекс с биотином (витамином Н) и вызывает его дефицит в тканях;

3) вещества, расщепляющие витамины. Например, фермент тиаминаза вызывает распад тиамин (витамина В<sub>1</sub>).

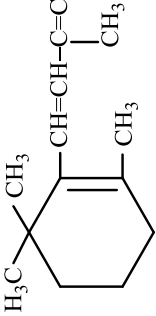
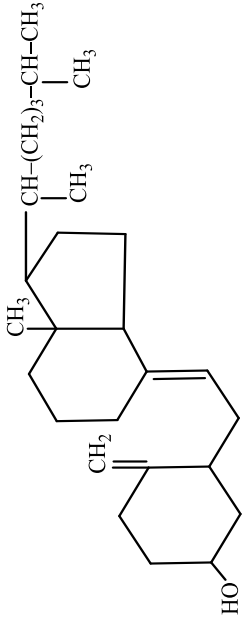
Многие поступающие в организм жирорастворимые витамины депонируются в тканях, а большинство водорастворимых витаминов используется для синтеза соответствующих коферментов (небелковых компонентов сложных энзимов). Так как срок жизни ферментов ограничен, то коферменты распадаются и выводятся из организма в виде различных метаболитов. Жирорастворимые витамины также подвергаются катаболизму и теряются организмом, хотя и медленнее по сравнению с водорастворимыми витаминами. Поэтому необходимо постоянное поступление витаминов в организм с пищей.

Реакция организма на отсутствие соответствующего витамина называется *авитаминозом*, на недостаток – *гиповитаминозом*. На практике чаще всего встречаются с явлениями гиповитаминозов, причины которых могут быть экзогенного и эндогенного характера. К первым относят недостаток витаминов в рационе и наличие в нем антивитаминов. Эндогенными причинами служат: повышенная потребность в витаминах при некоторых физиологических и патологических состояниях (беременность, лактация, тиреотоксикоз и др.); заболевания желудочно-кишечного тракта, в результате которых нарушается всасывание витаминов; длительное применение лекарственных соединений, способных вызвать дисбактериоз и нарушение микробиального синтеза витаминов; врожденные нарушения активности ферментов, участвующих в метаболизме соответствующих витаминов.

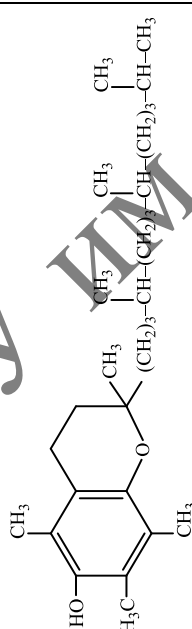
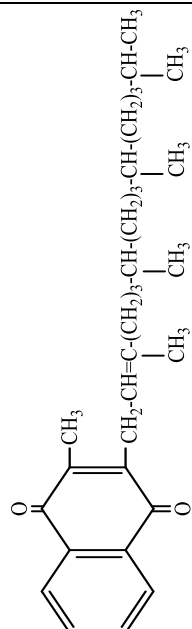
Нарушения протекания метаболических процессов, связанные с избыточным поступлением витамина в организм, называются *гипервитаминозом*. Описаны случаи гипервитаминоза А и D.

Биологическое значение отдельных витаминов представлено в таблице 6.1.

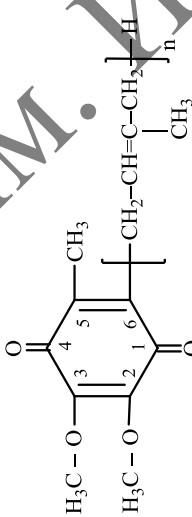
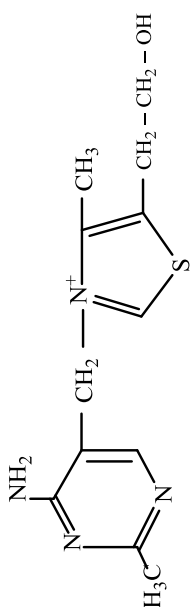
Таблица 6.1 – Химическая природа и биологическая роль жирорастворимых витаминов и водорастворимых соединений

Витамин	Химическая природа и структурная формула	Биологическое значение	Признаки гиповитаминоза
А <sub>1</sub> , ретинол, антиксерофтальмический	<p>Циклический непредельный одноатомный спирт. Включает β-иононовое кольцо, 2 остатка изопрена и первичную спиртовую группу</p> 	<p>Биологически активные формы – ретинол, ретиналь, ретиноевая кислота. Участвует в фотохимическом акте зрения в составе белка родопсина. Регулирует рост и развитие организма, деление и дифференцировку быстро пролиферирующих тканей. Антиоксидант, проявляет антиканцерогенное действие, стимулирует реакции клеточного иммунитета</p>	<p>Нарушение роста и развития организма, куриная слепота, ксерофтальмия, кератомалиция, отставание в росте и развитии организма</p>
D <sub>3</sub> , холекальциферол, антирахитический	<p>Полициклический непредельный одноатомный спирт – производное циклопентанпергидрофенантрена</p> 	<p>Биологически активная форма – 1,25-(ОН)<sub>2</sub>-D<sub>3</sub> → кальцитриол. Индуцирует синтез кальций-связывающего белка, отвечающего за всасывание ионов кальция. Участвует в регулировании роста и дифференцировке клеток костного мозга. Обладает антиоксидантным и антиканцерогенным действием</p>	<p>Рахит у детей и молодняка – животных, у взрослых – остеомаляция и остеопороз. Деформация костной ткани, искривление позвоночника и конечностей</p>

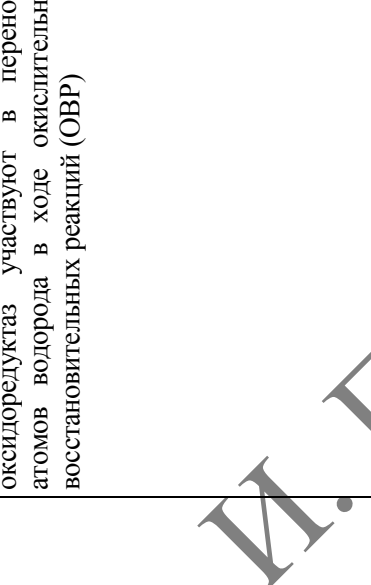
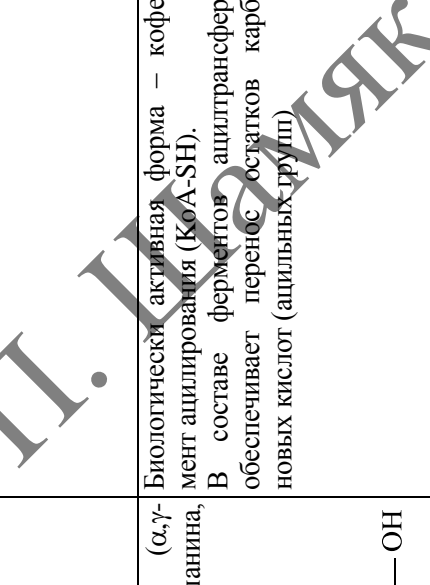
Продолжение таблицы 6.1

<p>Е, токоферол, антистерильный</p>	<p>Содержит ядро хромана (бензопирана) и боковую цепь, представленную остатком фитола</p> 	<p>Биологически активные формы – α-, β-, γ-, δ-токоферолы. Антиоксидант, защищает клеточные мембраны от перекисдного окисления липидов (ПОЛ)</p>	<p>Увеличивается проницаемость клеточных мембран, накапливаются продукты ПОЛ. Мышечная дистрофия, бесплодие (стерильность)</p>
<p>К<sub>1</sub>, филлохинон, антигеморрагический</p>	<p>Включает кольцо 2-метилнафтохинона и боковую цепь, представленную остатком фитола</p> 	<p>Участие в синтезе ряда факторов (II, VII, IX, X) системы свертывания крови</p>	<p>Кровоизлияния (геморрагии)</p>
<p>F</p>	<p>Полиненасыщенные жирные кислоты. C<sub>17</sub>H<sub>31</sub>COOH – линолевая кислота Δ<sup>9,12</sup> C<sub>17</sub>H<sub>29</sub>COOH – линоленовая кислота Δ<sup>9,12,15</sup> C<sub>19</sub>H<sub>31</sub>COOH – арахидоновая кислота Δ<sup>5,8,11,14</sup></p>	<p>Структурные компоненты фосфолипидов. Удаление избытка холестерина Арахидоновая кислота участвует в синтезе простагландинов</p>	<p>Атеросклероз. Сухость и шелушение кожи</p>

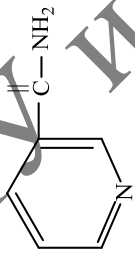
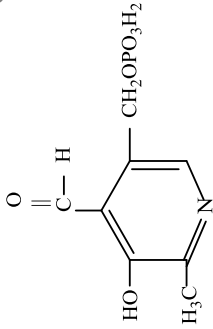
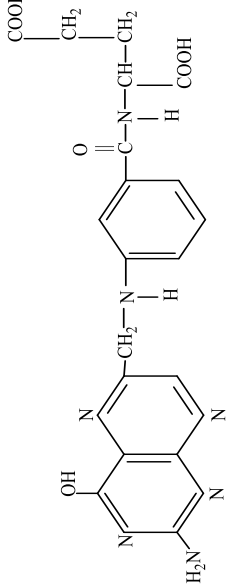
Продолжение таблицы 6.1

<p>Q, убихинон</p>	<p>2,3-диметокси-5-метил-1,4-бензохинон с изопреновой цепью в 6-м положении. В митохондриях животных и человека присутствует убихинон только с 10 изопреновыми звеньями</p> 	<p>Синтезируется в организме человека и животных из мевалоновой кислоты. Участвует в переносе электронов от мембранных дегидрогеназ на цитохромы в процессе окислительного фосфорилирования</p>	
<p>B<sub>1</sub>, тиамин, антиневритный</p>	<p>Содержит пиримидиновое и тиазольное кольца, соединенные метиленовой группой. Боковая цепь представлена остатком этилового спирта.</p> 	<p>Биологически активная форма – кофермент тиаминдифосфат (ТДФ). Участвует в окислительном декарбоксилировании α-кетокислот (пировиноградной, α-кетоглutarовой). Обеспечивает перенос двухуглеродного фрагмента в неокислительной ветви пентозофосфатного пути (ЦФП) обмена углеводов</p>	<p>Накопление в крови и тканях α-кетокислот, ацидоз. Нарушение функционирования нервной системы, полиневрит. Изменения в работе сердечно-сосудистой системы (стенокардия). Снижается моторная и секреторная функции желудочно-кишечного тракта</p>

Продолжение таблицы 6.1

<p>В<sub>2</sub>, рибофлавин</p>	<p>Включает гетероцикл изоаллоксазин и остаток пятиатомного спира рибофитола</p> 	<p>Биологически активная форма – коферменты флавиномононуклеотид (ФМН), флавинадениндинуклеотид (ФАД). В составе флавиновых ферментов класса оксидоредуктаз участвуют в переносе атомов водорода в ходе окислительно-восстановительных реакций (ОВР)</p>	<p>Нарушение процессов тканевого дыхания. Воспалительные процессы кожи (дерматиты), роговицы глаза (кератиты), слизистой оболочки языка (глосситы), трещины в уголках рта, снижение мышечного тонуса и нарушение сердечной деятельности</p>
<p>В<sub>3</sub>, пантотеновая кислота</p>	<p>Содержит остаток пантоевой кислоты (α,γ-дигидрокси-β,β-диметилмасляной) и β-аланина, соединенные пептидной связью</p> 	<p>Биологически активная форма – кофермент ацилирования (CoA-SH). В составе ферментов ацилтрансфераз обеспечивает перенос остатков карбоновых кислот (ацильных групп)</p>	<p>Нарушение обмена углеводов и липидов. Замедление роста, потеря веса, развитие коматозного состояния, повреждение кожи, нарушения функционирования желудочно-кишечного тракта</p>

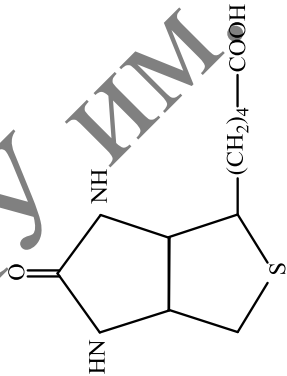
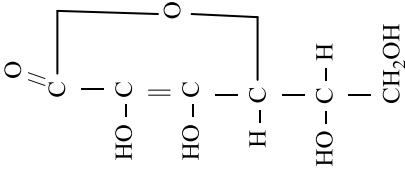
Продолжение таблицы 6.1

<p><b>В<sub>3</sub></b> (PP), никотинамид, антипеллагрический</p>	<p>Содержит пиридиновое кольцо, является амидом никотиновой кислоты</p> 	<p>Биологически активные формы – коферменты никотинамидадениндинуклеотид (НАД), никотинамидадениндинуклеотид-фосфат (НАДФ). В составе ферментов класса оксидоредуктаз участвуют в переносе атомов водорода в ходе ОВР</p>	<p>Нарушение процессов тканевого дыхания. Шершавая кожа (пеллагра), диарея (понос), деменция (слабоумие)</p>
<p><b>В<sub>6</sub></b>, пиридоксол (пиридоксин)</p>	<p>В основе химической структуры лежит кольцо пиридина</p> 	<p>Биологически активная форма – кофермент пиридоксальфосфат. Участвует в трансаминировании и декарбоксилировании аминокислот, в образовании гема</p>	<p>Нарушение обмена аминокислот и белков. Поражения кожи (дерматиты)</p>
<p><b>В<sub>9</sub></b>, фолиевая кислота</p>	<p>Содержит остаток гетероцикла птеридина, парааминобензойной кислоты и глутаминовой кислоты</p> 	<p>Биологически активная форма – кофермент тетрагидрофолиевая кислота. Участвует в переносе одноуглеродистых групп (метильных, оксиметильных, формильных) в ходе биосинтеза нуклеиновых кислот и белков</p>	<p>Нарушение биосинтеза нуклеиновых кислот и белков.</p>

Продолжение таблицы 6.1

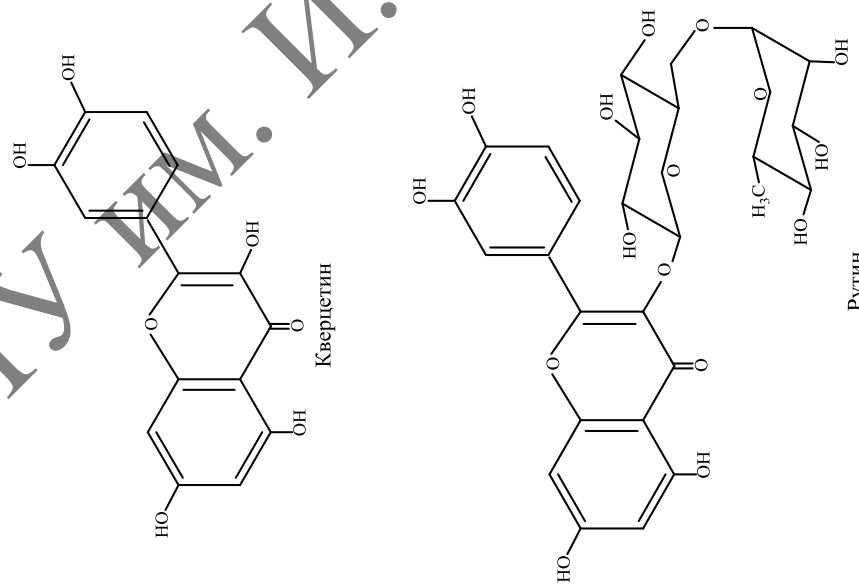
<p><b>В<sub>12</sub></b>, кобаламин, антианемический</p>	<p>Включает нуклеотидную и хромофорную части, с каждой из которых связан атом кобальта</p>	<p>Биологически активные формы – коферменты метилкобаламин (СН<sub>3</sub>-В<sub>12</sub>) и 5-дезоксадеинозилкобаламин. СН<sub>3</sub>-В<sub>12</sub> участвует в переносе групп в процессе синтеза нуклеиновых кислот и белков. 5-дезоксадеинозил-В<sub>12</sub> необходим для превращения активной метилмалоновой кислоты в активную янтарную кислоту в процессе метаболизма жирных кислот с нечетным числом атомов углерода</p>	<p>Нарушение биосинтеза нуклеиновых кислот и белков. Анемия (малокровие)</p>

Продолжение таблицы 6.1

<p>Н (В<sub>7</sub>), биотин, антисеборейный</p>	<p>Включает кольцо гидрированного тиофена, остаток мочевины и валериановой кислоты</p> 	<p>Биологически активная форма – кофермент карбоксибиотин. Участвует в процессах карбоксилирования в ходе глюконеогенеза и синтеза жирных кислот</p>	<p>Нарушение биосинтеза углеводов и липидов. Дерматиты, выделение жира сальными железами (себорея)</p>
<p>С, аскорбиновая кислота, антицинготный</p>	<p>γ-лактон-2,3-дегидро-L-гулоновой кислоты</p> 	<p>Участвует в окислительно-восстановительных реакциях, синтезе белка коллагена, гормонов надпочечников. Антиоксидант, антистрессовый фактор. Способствует восстановлению Fe<sup>3+</sup> в Fe<sup>2+</sup> и его всасыванию</p>	<p>Нарушение образования коллагена соединительной ткани коллагена и гормонов надпочечников. Цинга</p>



Окончание таблицы 6.1

<p>Р, биофлавоноиды, капилляро-укрепляющий</p>	<p>Соединения полифенольной природы</p> <div style="text-align: center;">  <p>Кверцетин</p> <p>Рутин</p> </div>	<p>Биологически активные формы – рутин, кверцетин, геспередин, эридиктиол. Антиоксиданты. Защищают от окисления витамин С. Участвуют в окислительно-восстановительных реакциях и синтезе гормонов надпочечников. Укрепляют стенки капилляров, предупреждают кровотоочивость десен. Обеспечивают сохранение в тканях необходимого количества гиалуроновой кислоты и повышают устойчивость организма к инфекциям</p>	<p>Увеличение проницаемости и ломкости кровеносных сосудов</p>
--	---	--	--

## КРАТКИЙ СЛОВАРЬ БИОХИМИЧЕСКИХ ТЕРМИНОВ

Авитаминоз	Реакция организма на отсутствие в нем витамина
Агликон	Остаток молекулы органического соединения, замещающий в гликозидном гидроксиле моносахарида атом водорода
Активный центр фермента	Участок фермента, взаимодействующий с субстратом и катализирующий его превращение в продукт реакции
Аллостерический центр фермента	Участок фермента, пространственно удаленный от активного центра и предназначенный для связывания с аллостерическими эффекторами (активаторами или ингибиторами)
Аминокислоты	Гетерофункциональные соединения, имеющие в своей структуре карбоксильную и аминогруппы
Аномеры	Моносахариды, являющиеся диастереомерами и различающиеся конфигурацией ассиметрического атома углерода, при котором находится полуацетальный (гликозидный) гидроксил
Антивитамины	Соединения, блокирующие действия витаминов
Ассиметрический (хиральный) атом углерода	Атом углерода (*C), соединенный с 4 различными заместителями
Белки	Высокомолекулярные азотсодержащие органические соединения, состоящие из остатков аминокислот, соединенных пептидными связями в строго определенной последовательности в полипептидной цепи
Витамеры	Близкие по химической структуре соединения, оказывающие сходное действие на организм, но различающиеся по силе биологического эффекта
Витамины	Дополнительные факторы питания, необходимые в незначительных количествах для нормальной жизнедеятельности организма
Воски	Сложные эфиры, образованные высшими жирными кислотами и высшими одноатомными спиртами
Высаливание белков	Осаждение белков растворами нейтральных солей
Гексозы	Моносахариды, имеющие в своей структуре 6 атомов углерода
Гетерополисахариды (гетерогликаны)	Сложные высокомолекулярные углеводы, состоящие из остатков разных моносахаридов или их производных
Гидрогенизация жиров	Присоединение водорода к остаткам непредельных жирных кислот в составе триацилглицеролов в процессе превращения жидких жиров в твердые
Гидролазы	Ферменты, обеспечивающие расщепление связей в молекуле субстрата гидролитическим путем (с участием воды)
Гипервитаминоз	Реакция организма на избыточное содержание в нем витамина
Гиповитаминоз	Реакция организма на недостаточное содержание в нем витамина
Гомополисахариды (гомогликаны)	Сложные высокомолекулярные углеводы, состоящие из остатков однотипных моносахаридов или их производных
Декстрины	Высокомолекулярные полисахариды, образующиеся при частичном гидролизе крахмала
Денатурация	Потеря нативной структуры в результате разрушения четвертичной (если имеется), третичной и вторичной структур белковой молекулы

Заменимые аминокислоты	Аминокислоты, синтезируемые в организме человека и животных
Изомеразы	Ферменты, катализирующие реакции взаимопревращения изомеров
Изоферменты	Разновидности олигомерного фермента, катализирующие одну и ту же реакцию, но различающиеся по физико-химическим, каталитическим и иммунологическим свойствам
Изоэлектрическая точка	Значение рН среды, при котором заряд аминокислоты (белка) равен нулю
Инвертный сахар	Равномолярная смесь глюкозы и фруктозы. В отличие от сахарозы обладает левым вращением
Ингибирование ферментов	Подавление ферментативной активности
Катал	Количество фермента, катализирующее реакцию превращения 1 моль субстрата или получения 1 моль продукта реакции за 1 минуту
Лиазы	Ферменты, катализирующие: а) реакции отщепления от субстрата какой-либо химической группы негидролитическим путем; б) реакции присоединения реагента к субстрату с разрывом в нем двойной связи
Лигазы	Ферменты, катализирующие реакции соединения двух веществ с затратой энергии фосфатной связи АТФ (или ГТФ)
Мономерные ферменты	Ферменты, состоящие из одной полипептидной цепи (субъединицы)
Мутаротация	Изменение во времени угла оптического вращения свежеприготовленных растворов некоторых моно- и дисахаридов
Незаменимые аминокислоты	Аминокислоты, не синтезируемые в организме человека и животных
Неполноценные белки	Белки, имеющие дефицит одной или нескольких незаменимых аминокислот
Оксидоредуктазы	Ферменты, катализирующие окислительно-восстановительные реакции
Омыление	Щелочной гидролиз жиров с образованием глицерола и солей жирных кислот (мыл)
Олигомерные ферменты	Ферменты, имеющие в своем составе 2 и более полипептидные цепи (субъединицы)
Пентозы	Моносахариды, содержащие 5 атомов углерода
Пептидазы	Гидролазы, обеспечивающие расщепление пептидных связей в молекулах белков и пептидов
Полноценные белки	Белки, имеющие в своем составе все незаменимые аминокислоты в достаточном количестве и в оптимальных соотношениях
Провитамины	Вещества, из которых под действием определенных факторов синтезируются соответствующие витамины
Простые белки	Белки, состоящие только из аминокислот
Протеиногенные аминокислоты	Аминокислоты, входящие в состав белков
Ренатурация белков	Восстановление нативной структуры белковой молекулы
Ретроингибирование	Ингибирование ферментов по принципу обратной связи конечным продуктом процесса

Сложные белки	Белки, состоящие из небелкового компонента (простетической группы) и белковой части (апопротеина), конъюгация которых образует холопротеин
Стероиды	Соединения, имеющие в своей структуре кольцо циклопентанпергидрофенантрена
Трансферазы	Ферменты, катализирующие реакции переноса группировок от молекулы-донора к молекуле-акцептору
Тетрозы	Моносахариды, содержащие 4 атома углерода
Триацилглицеролы	Сложные эфиры, образованные трехатомным спиртом глицерином и 3 молекулами жирных кислот
Триозы	Моносахариды, имеющие в своей структуре 4 атома углерода
Углеводы	Альдегидо- и кетонпроизводные многоатомных спиртов, их циклические формы и продукты их конденсации
Ферменты	Специфические белки, катализирующие биохимические реакции, лежащие в основе жизнедеятельности живых организмов
Холофермент	Молекула сложного фермента, состоящая из небелкового компонента (кофактора) и белковой части (апофермента)
Энанτιомеры (оптические антиподы)	Изомеры, различающиеся между собой конфигурацией группировок у всех асимметрических атомов углерода. Соотносятся между собой как предмет и несовместимое с ним зеркальное отображение
Энергия активации	Количество энергии, необходимое для перевода молекул 1 моль вещества при данной температуре в реакционноспособное состояние
Эпимеры	Моносахариды, являющиеся диастереомерами и различающиеся конфигурацией одного асимметрического атома углерода

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Березов, Т. Т. Биологическая химия : учеб. / Т. Т. Березов, Б. Ф. Коровкин. – М. : Медицина, 1998. – 704 с.
2. Биологическая химия : учеб. / А. Д. Таганович [и др.] ; под ред. А. Д. Тагановича. – Минск : Выш. шк., 2016. – 670 с.
3. Биологическая химия : учеб. / В. К. Кухта [и др.] ; под ред. А. Д. Тагановича. – Минск : Асар ; М. : Изд-во БИНОМ, 2008. – 688 с.
4. Биохимические основы жизнедеятельности человека : учеб. пособие / Ю. Б. Филиппович [и др.]. – М. : Гуманитарный изд. центр ВЛАДОС, 2005. – 404 с.
5. Биохимия в схемах и таблицах : пособие для студентов биол. фак. / сост.: И. В. Семак [и др.]. – Минск : БГУ, 2011. – 91 с.
6. Биохимия : учеб. / Т. Л. Алейникова [и др.] ; под ред. Е. С. Северина. – М. : ГЭТАР-Медиа, 2007. – 784 с.
7. Биохимия : учеб. для студентов вузов / под ред. В. Г. Щербакова. – СПб. : ГИОРД, 2009. – 466 с.
8. Кнорре, Д. Г. Биологическая химия : учеб. / Д. Г. Кнорре, С. Д. Мызина. – 3-е изд., испр. – М. : Высш. шк., 2002. – 478 с.
9. Кольман, Я. Наглядная биохимия / Я. Кольман, К.-Г. Рём ; пер. Л. В. Козлова, Е. С. Левиной, П. Д. Решетова ; под ред. П. Д. Решетова, Т. И. Сорокиной. – М. : Мир, 2000. – 448 с.
10. Котович, И. В. Статическая биохимия : пособие / И. В. Котович, О. П. Позывайло. – Мозырь : УО МГПУ им. И. П. Шамякина, 2012. – 179 с.
11. Морозкина, Т. С. Витамины: Краткое руководство для врачей и студентов медицинских, фармацевтических и биологических специальностей / Т. С. Морозкина, А. Г. Мойсеенок. – Минск : ООО «Асар», 2002. – 112 с.
12. Николаев, А. Я. Биологическая химия : учеб. / А. Я. Николаев. – М. : Мед. информ. агенство, 2004. – 566 с.
13. Пищевая химия / А. П. Нечаев [и др.] ; под ред. А. П. Нечаева. – СПб. : ГИОРД, 2007. – 640 с.
14. Страйер, Л. Биохимия : в 3 т. / Л. Страйер. – М. : Мир, 1984–1985. – Т. 1 / пер. М. Д. Гроздовой ; под ред. С. Е. Северина. – 1984. – 232 с. ; Т. 2 / пер. Р. Б. Капнер, А. М. Колчинского ; под ред. С. Е. Северина. – 1985. – 312 с. ; Т. 3 / пер. М. Д. Гроздовой, А. М. Колчинского ; под ред. С. Е. Северина. – 1985. – 400 с.
15. Строев, Е. А. Биологическая химия : учеб. / Е. А. Строев. – М. : Высш. шк., 1986. – 479 с.
16. Тюкавкина, Н. А. Биоорганическая химия : учеб. / Н. А. Тюкавкина, Ю. И. Бауков. – 4-е изд. – М. : Дрофа, 2005. – 542 с.
17. Чиркин, А. А. Биологическая химия : учеб. / А. А. Чиркин, Е. О. Данченко. – Минск : Выш. шк., 2017. – 431 с.
18. Эллиот, В. Биохимия и молекулярная биология / В. Эллиот, Д. Эллиот ; пер. О. В. Добрыниной [и др.] ; под ред. А. И. Арчакова [и др.]. – М. : МАИК «Наука/Интерпериодика», 2002. – 446 с.

## ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

**А**

Авитаминоз 80  
Агликон 50  
Аденозин 51  
Активный центр фермента 30  
 $\alpha$ -Аланин 6  
 $\beta$ -Аланин 84  
Аланинаминотрансфераза (АлТ) 11  
Алlostерический центр фермента 37  
Альбумины 22  
Альдостерон 72  
 $\alpha$ -Амилаза 58  
Амилоза 57  
Амилопектин 58  
 $\gamma$ -Аминомасляная кислота (ГАМК) 12  
Аминосахара 52  
Амины биогенные 12  
Анемия 86  
Аномеры 44  
Антивитамины 80  
Апофермент 27  
Арахидоновая кислота 65  
Аргинин 7  
Аскорбиновая кислота 87  
Аспарагин 7  
Аспарагиновая кислота (аспартат) 7  
Аспартатаминотрансфераза (АсТ) 11  
N-ацетилнейраминавая кислота 53

**Б**

Биотин 87  
Биофлавоноиды 88

**В**

Валин 7  
Витамеры 79  
Воск карнаубский 68  
Воск пчелиный 68  
Высаливание белков 20

**Г**

Галактоза 42  
Гексокиназа 26  
Гематозид 78  
Гемоглобин 22

Геморрагия 82

Гепарин 62  
Гесперидин 88  
Гиалуроновая кислота 60  
Гидрогенизация жиров 68  
Гидрокортизон 71  
Гидролазы 25  
Гистамин 12  
Гистидин 8  
Гистоны 22  
Гипервитаминоз 80  
Гиповитаминоз 80  
Гликогенфосфорилаза 33  
Гликозиды 50  
Гликопротеины 23  
Глицериновый альдегид 41  
Глицерол 27  
Глицин 6  
Глобулины 22  
Глутамин 8  
Глутаминовая кислота 7  
Глутатион 10  
Глюкоза 42  
Глютелины 22  
Глюкокиназа 32  
Глюконовая кислота 48  
Глюкуроновая кислота 49

**Д**

Дезаминирование аминокислот 11  
5-Дезоксиаденозилкобаламин 86  
Дезоксирибоза 42  
Декарбоксилирование аминокислот 12  
Декстрины 57  
Дефосфорилирование ферментов 33  
7-Дегидрохолестерол 70  
Денатурация 20  
Диастереомеры 43  
Дигидроксиацетон 41  
Дипептид 27

**И**

Инвертный сахар 57  
Ингибирование необратимое 37  
Ингибирование обратимое 34

Изомеразы 26  
 Изолейцин 7  
 Изоферменты 25  
 Изозлектрическая точка 21

**К**

Казеин 23  
 Кальцитриол 81  
 Карбоксибиотин 87  
 Катал 32  
 Кatalаза 26  
 Кверцетин 88  
 Кератин 22  
 Кобаламин 86  
 Коллаген 22  
 Кофакторы 25  
 Кофермент ацилирования 84  
 Ксерофтальмия 81  
 Ксилоза 42  
 Ксилит 47  
 Ксилулоза 42

**Л**

Лактатдегидрогеназа 24  
 Лактаза 55  
 Лактоза 54  
 Лактулоза 56  
 Лиазы 26  
 Лигазы 26  
 Лизофосфолипиды 76  
 Липаза 27  
 Лейцин 7  
 Лизин 7  
 Линолевая кислота 65  
 Линоленовая кислота 65  
 Липопротеины 23

**М**

Малоновая кислота 35  
 Мальтоза 54  
 Манноза 42  
 Маргарин 68  
 Масляная кислота 65  
 Металлопротеины 23  
 Молочная кислота 24  
 Метионин 6  
 Метилкобаламин 86

Мутаротация 47  
 Мыла 67

**Н**

Никотинамид 85  
 Никотинамидадениндинуклеотид (НАД) 85  
 Никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ) 85  
 Нингидрин 12  
 Нуклеопротеины 23

**О**

Олигомерные белки 19  
 Омыление жиров 67  
 Оксидоредуктазы 25  
 Олеиновая кислота 65  
 Онкотическое давление 19  
 Остеомаляция 81

**П**

Пальмитиновая кислота 65  
 Пантотеновая кислота 84  
 Пеллагра 85  
 Пепсин 24  
 Пиридоксальфосфат 85  
 Пиридоксол (пиридоксин) 85  
 Пировиноградная кислота 24  
 Пируватдекарбоксилаза 27  
 Пируваткарбоксилаза 28  
 Плазмалогены 76  
 Полиневрит 83  
 Преднизолон 72  
 Провитамины 79  
 Прогестерон 73  
 Пролин 8  
 Проламины 22  
 Протамины 22

**Р**

Рахит 81  
 Реактиваторы ферментов 36  
 Ренатурация 20  
 Ретроингибирование 38  
 Ретиновая кислота 81  
 Ретинол 81  
 Ретиналь 81  
 Рибоза 42

Рибофлавин 84  
 Рибулоза 42  
 Родопсин 22

**С**

Сахароза 27  
 Сахароза 56  
 Серин 6  
 Сиаловые кислоты 52  
 Сорбит 47  
 Стеариновая кислота 65  
 Сукцинатдегидрогеназа 35  
 Сфингомиелины 77

**Т**

Тестостерон 73  
 Тетрагидрофолиевая кислота 85  
 Тиамин 83  
 Тиаминпирофосфат 83  
 Тирозин 8  
 Токоферол 82  
 Трансферазы 25  
 Триацилглицеролы 64  
 Триозофосфатизомераза 28  
 Треонин 6  
 Триптофан 8  
 Трипсин 33  
 Трипсиноген 33

**У**

Убихинон 83

**Ф**

Фенилаланин 8  
 Фиброин 22  
 Филлохинон 82  
 Флавинадениндинуклеотид 84  
 Флавиномононуклеотид 84  
 Фолиевая кислота 85  
 Фосфатидилинозитол 76  
 Фосфатидилсерин 75  
 Фосфопротеины 23  
 Фосфатидилхолин 75  
 Фосфатидилэтаноламин 75  
 Фосфорилирование ферментов 33  
 Фруктоза 42  
 Фумаратгидратаза 28

Фумаровая кислота 28

**Х**

Хитин 60  
 Холевая кислота 71  
 Холекальциферол 81  
 Холестерол (холестерин) 69  
 Холофермент 25  
 Хондроитинсульфаты 61  
 Хромопротеины 22

**Ц**

Целлюлоза 59  
 Цереброзиды 78  
 Цикло-оксо-таутомерия 44  
 Циклопентанпергидрофенантрен 69  
 Цинга 87  
 Цистеин 6

**Щ**

Щавелево-уксусная кислота 28

**Э**

Эластины 22  
 Энантиомеры 43  
 Энергия активации 29  
 Эргостерол (эргостерин) 69  
 Эритроза 41  
 Эстрадиол 73  
 Эпимеры 43  
 Эпимеризация 50  
 Эридиктиол 88



*Справочное издание*

**СТРУКТУРНАЯ БИОХИМИЯ**

Справочник

для студентов специальности 1-02 04 01 «Биология и химия»

Составители:

**Котович** Игорь Викторович,  
**Позывайло** Оксана Петровна

Корректор *Е. В. Сузько*

Оригинал-макет *Ю. С. Карась*

Дизайн обложки *Л. В. Клочкова*

Иллюстративный материал на первой странице обложки заимствован из общедоступных Интернет-ресурсов, не содержащих ссылок на авторов этих материалов и ограничения на их заимствование.

Подписано в печать 19.12.2022. Формат 60х90 1/8. Бумага офсетная.

Цифровая печать. Усл. печ. л. 12. Уч.-изд. л. 8,04.

Тираж 90 экз. Заказ 39.

Издатель и полиграфическое исполнение:  
учреждение образования «Мозырский государственный  
педагогический университет имени И. П. Шамякина».

Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя,  
распространителя печатных изданий N 1/306 от 22 апреля 2014 г.

Ул. Студенческая, 28, 247777, Мозырь, Гомельская обл.

Тел. (0236) 24-61-29.