

# БИОХИМИЯ

Под редакцией члена–корреспондента РАН,  
профессора **Е.С. СЕВЕРИНА**

---

5-е издание,  
исправленное и дополненное

**Учебник**

Рекомендовано Учебно-методическим объединением  
по медицинскому и фармацевтическому образованию  
вузов России в качестве учебника для студентов  
медицинских вузов



Москва  
ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ГРУППА  
**«ГЭОТАР-Медиа»**  
2019

УДК 577.1(075.8)

ББК 28.072я73

Б63

**Авторы:**

Л.В. Авдеева, Т.Л. Алейникова, Л.Е. Андрианова, Н.Н. Белушкина, Н.П. Волкова, С.А. Воробьева, А.И. Глухов, В.А. Голенченко, А.Е. Губарева, О.В. Корлякова, Н.В. Лихачева, Н.А. Павлова, Г.В. Рубцова, С.А. Силаева, С.Н. Силуянова, Т.А. Титова.

**Рецензенты:**

*Д.М. Никулина* — канд. мед. наук, проф., зав. кафедрой биохимии с курсом клинической лабораторной диагностики Астраханской государственной медицинской академии;

*З.И. Микашинович* — д-р биол. наук, проф., зав. кафедрой общей и клинической биохимии № 1 Ростовского государственного медицинского университета;

*Л.М. Пустовалова* — зав. кафедрой общей и клинической биохимии № 2 Ростовского государственного медицинского университета.

Б63 **Биохимия** : учебник / под ред. Е. С. Северина. — 5-е изд., испр. и доп. — М. : ГЭОТАР-Медиа, 2019. — 768 с. : ил.

ISBN 978-5-9704-4881-6

В учебнике рассмотрены основные положения классической биохимии. Приведены сведения о структуре и свойствах биомолекул, биоэнергетике, молекулярных основах физиологических функций человека, биохимических особенностях важнейших органов и тканей. Изложены современные представления о молекулярных основах нарушений при ряде патологических состояний и болезней.

Издание предназначено студентам медицинских вузов, аспирантам.

УДК 577.1(075.8)

ББК 28.072я73

*Права на данное издание принадлежат ООО Издательская группа «ГЭОТАР-Медиа». Воспроизведение и распространение в каком бы то ни было виде части или целого издания не могут быть осуществлены без письменного разрешения ООО Издательская группа «ГЭОТАР-Медиа».*

ISBN 978-5-9704-4881-6

© Коллектив авторов, 2009

© ООО Издательская группа «ГЭОТАР-Медиа», 2019

© ООО Издательская группа «ГЭОТАР-Медиа», оформление, 2019



# СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие.....	6
<b>РАЗДЕЛ 1. Строение, свойства и функции белков (Н.П. Волкова).....</b>	<b>9</b>
I. Строение и свойства аминокислот, входящих в состав белков. Пептидные связи, соединяющие аминокислоты в цепи.....	9
II. Структура белков.....	19
III. Формирование трёхмерной структуры белка в клетке.....	34
IV. Функционирование белков.....	38
V. Особенности функционирования олигомерных белков на примере гемоглобина.....	44
VI. Многообразие белков.....	55
VII. Физико-химические свойства белков и методы их выделения.....	66
VIII. Изменения белкового состава организма.....	72
<b>РАЗДЕЛ 2. Энзимология (Н.Н. Белушкина).....</b>	<b>74</b>
I. Общая характеристика ферментов как биологических катализаторов.....	74
II. Классификация и номенклатура ферментов.....	78
III. Кофакторы и коферменты.....	82
IV. Механизм действия ферментов.....	91
V. Основы кинетики ферментативных реакций.....	95
VI. Ингибирование ферментативной активности.....	100
VII. Регуляция метаболических процессов.....	107
VIII. Энзимопатии.....	116
IX. Применение ферментов в медицине.....	118
<b>РАЗДЕЛ 3. Витамины (Н.А. Павлова).....</b>	<b>123</b>
Классификация витаминов.....	123
<b>РАЗДЕЛ 4. Биосинтез нуклеиновых кислот и белков (матричные биосинтезы). Основы молекулярной генетики (В.А. Голенченко, С.А. Силаева, А.И. Глухов).....</b>	<b>138</b>
I. Структурная организация нуклеиновых кислот.....	138
II. Репликация.....	147
III. Репарация.....	155
IV. Транскрипция.....	160
V. Биосинтез белков (трансляция).....	168
VI. Ингибиторы матричного биосинтеза.....	179
VII. Регуляция экспрессии генов у про- и эукариотов.....	183
VIII. Механизмы генетической изменчивости. Полиморфизм белков. Наследственные болезни.....	199
IX. Использование ДНК-технологий в медицине.....	211
<b>РАЗДЕЛ 5. Биологические мембраны (В.А. Голенченко).....</b>	<b>225</b>
I. Роль мембран в метаболизме и их разнообразие.....	225
II. Белки мембран.....	233
III. Перенос веществ через мембраны.....	236
IV. Участие мембран в межклеточных взаимодействиях.....	244
V. Трансмембранная передача сигнала.....	246
<b>РАЗДЕЛ 6. Энергетический обмен (Л.В. Авдеева, Н.А. Павлова, Г.В. Рубцова).....</b>	<b>262</b>
I. Биологическое окисление.....	262
II. Окислительное фосфорилирование АДФ.....	273
III. Заключительный этап катаболизма — основной источник доноров водорода для ЦПЭ.....	279
IV. Образование токсичных форм кислорода в ЦПЭ.....	292
<b>РАЗДЕЛ 7. Обмен углеводов (Т.Л. Алейникова, С.А. Воробьева).....</b>	<b>294</b>
I. Строение углеводов.....	294



II. Переваривание углеводов.....	301
III. Механизм трансмембранного переноса глюкозы и других моносахаридов в клетки.....	304
IV. Нарушения переваривания и всасывания углеводов.....	308
V. Метаболизм глюкозы в клетке.....	310
VI. Метаболизм гликогена.....	312
VII. Регуляция метаболизма гликогена.....	318
VIII. Катаболизм глюкозы.....	328
IX. Синтез глюкозы в печени (глюконеогенез).....	339
X. Регуляция гликолиза и глюконеогенеза в печени.....	345
XI. Регуляция содержания глюкозы в крови.....	350
XII. Пентозофосфатный путь превращения глюкозы.....	352
XIII. Метаболизм фруктозы и галактозы.....	358
<b>РАЗДЕЛ 8. Обмен липидов (А.Е. Губарева).....</b>	<b>364</b>
I. Структура, классификация и свойства основных липидов организма человека.....	364
II. Переваривание и всасывание пищевых липидов.....	372
III. Транспорт жиров из кишечника хиломикронами.....	379
IV. Обмен триацилглицеролов.....	383
V. Обмен жирных кислот и кетонových тел.....	391
VI. Эйкозаноиды.....	408
VII. Перекисное окисление липидов, роль в патогенезе поврежденных клетки.....	419
VIII. Обмен и функции фосфолипидов.....	423
IX. Холестерол: функции, обмен.....	431
<b>РАЗДЕЛ 9. Обмен и функции аминокислот (О.В. Корлякова, Н.В. Лихачева).....</b>	<b>449</b>
I. Источники и пути использования аминокислот в клетках.....	449
II. Биологическая ценность белков.....	449
III. Переваривание белков.....	452
IV. Катаболизм аминокислот.....	459
V. Обмен аммиака.....	466
VI. Пути обмена безазотистого остатка аминокислот.....	480
VII. Биосинтез заменимых аминокислот.....	481
VIII. Обмен отдельных аминокислот.....	484
IX. Азотсодержащие соединения — производные аминокислот.....	502
<b>РАЗДЕЛ 10. Обмен нуклеотидов (С.А. Силаева).....</b>	<b>511</b>
I. Переваривание нуклеиновых кислот пищи в желудочно-кишечном тракте.....	511
II. Синтез пуриновых нуклеотидов.....	512
III. Катаболизм пуриновых нуклеотидов.....	518
IV. Нарушения обмена пуриновых нуклеотидов.....	520
V. Биосинтез пиримидиновых нуклеотидов.....	522
VI. Катаболизм пиримидиновых нуклеотидов.....	526
VII. Нарушения обмена пиримидиновых нуклеотидов.....	526
VIII. Биосинтез дезоксирибонуклеотидов.....	528
IX. Ферменты синтеза рибо- и дезоксирибонуклеотидов как мишени для действия противовирусных и противоопухолевых препаратов.....	532
<b>РАЗДЕЛ 11. Гормональная регуляция обмена веществ и функций организма (Л.В. Андеева, С.А. Воробьева).....</b>	<b>534</b>
I. Основные системы регуляции метаболизма и межклеточной коммуникации.....	534
II. Взаимодействие гормонов с рецепторами и механизмы передачи гормональных сигналов в клетки.....	538
III. Строение, биосинтез и биологическое действие гормонов.....	546
IV. Регуляция обмена основных энергоносителей.....	575
V. Изменения гормонального статуса и метаболизма при сахарном диабете.....	580
VI. Регуляция водно-солевого обмена.....	585
VII. Регуляция обмена ионов кальция и фосфатов.....	592
VIII. Роль гормонов в регуляции репродуктивной функции организма.....	597

<b>РАЗДЕЛ 12. Обезвреживание токсических веществ в организме (Л.Е. Андрианова, С.Н. Силуэтова).....</b>	<b>604</b>
I. Механизмы обезвреживания ксенобиотиков.....	604
II. Биотрансформации лекарственных веществ.....	615
III. Метаболизм этанола в печени.....	619
<b>РАЗДЕЛ 13. Метаболизм гема и обмен железа (С.Н. Силуэтова, Т.А. Титова).....</b>	<b>623</b>
I. Строение и биосинтез гема.....	623
II. Обмен железа.....	628
III. Катаболизм гемоглобина.....	633
IV. Диагностическое значение определения концентрации билирубина в биологических жидкостях человека.....	637
<b>РАЗДЕЛ 14. Биохимия крови (Т.А. Титова).....</b>	<b>643</b>
I. Метаболизм эритроцитов.....	643
II. Особенности метаболизма фагоцитирующих клеток.....	651
III. Свертывающая система крови.....	654
IV. Белки плазмы крови.....	669
<b>РАЗДЕЛ 15. Биохимия межклеточного матрикса (Л.Е. Андрианова, С.Н. Силуэтова).....</b>	<b>674</b>
I. Коллаген.....	674
II. Эластин.....	686
III. Гликозаминогликаны и протеогликаны.....	690
IV. Специализированные белки межклеточного матрикса.....	699
V. Структурная организация межклеточного матрикса.....	702
<b>РАЗДЕЛ 16. Онкогенез (С.А. Силаева).....</b>	<b>708</b>
I. Физические, химические и биологические агенты, вызывающие возникновение опухолей.....	709
II. Характеристика опухолевых клеток.....	713
III. Онкогены, протоонкогены и гены-супрессоры опухолей.....	716
IV. Механизмы неопластической трансформации.....	719
V. Теория многоступенчатого канцерогенеза на модели рака прямой кишки.....	723
VI. Инвазия и метастазирование.....	724
VII. Основные принципы диагностики опухолей и лечения рака.....	727
<b>ПРИЛОЖЕНИЯ.....</b>	<b>735</b>
Авторский справочник.....	735
Лабораторные показатели.....	738
Предметный указатель.....	748