



ЛУЧШИЙ ЗАРУБЕЖНЫЙ УЧЕБНИК

**Д. Нельсон  
М. Кокс**

# **ОСНОВЫ БИОХИМИИ ЛЕНИНДЖЕРА**

**В трех томах**

# **2**

**БИОЭНЕРГЕТИКА  
И МЕТАБОЛИЗМ**

Издание 4-е, исправленное, электронное

Перевод с английского

канд. хим. наук Т. П. Мосоловой, канд. хим. наук Е. М. Молочкиной,  
канд. биол. наук В. В. Белова, канд. хим. наук Н. Л. Арюткиной  
и канд. биол. наук О. М. Алексеевой

под редакцией

академика РАН А. А. Богданова  
и член-корр. РАН С. Н. Кочеткова



Москва  
Лаборатория знаний  
2020

УДК 578.1  
ББК 28.072я73  
Н49

*Серия основана в 2006 г.*

**Нельсон Д.**

Н49 Основы биохимии Ленинджера : в 3 т. Т. 2 : Биоэнергетика и метаболизм / Д. Нельсон, М. Кокс ; пер. с англ. — 4-е изд., электрон. — М. : Лаборатория знаний, 2020. — 691 с. — (Лучший зарубежный учебник). — Систем. требования: Adobe Reader XI ; экран 10". — Загл. с титул. экрана. — Текст : электронный.

ISBN 978-5-00101-865-0 (Т. 2)

ISBN 978-5-00101-863-6

В учебном издании, написанном американскими учеными, которые получили признание как талантливые преподаватели университетского уровня, рассмотрены современные концепции биохимии в соответствии с изменившейся идеологией этой науки.

В том 2 вошла часть II «Биоэнергетика и метаболизм». Даны общие термодинамические понятия применительно к биологическим системам, классификация химических реакций, происходящих в живых организмах, подробно рассмотрены основные метаболические пути — гликолиз, глюконеогенез, пентозофосфатный путь, цикл лимонной кислоты, катаболизм жирных кислот и аминокислот, окислительное фосфорилирование и фотофосфорилирование, процессы биосинтеза и деградации основных биомолекул, в том числе жиров, а также принципы регуляции метаболизма.

Для студентов биологических, химических и медицинских вузов, а также научных работников.

**УДК 578.1**

**ББК 28.072я73**

**Деривативное издание на основе печатного аналога:** Основы биохимии Ленинджера : в 3 т. Т. 2 : Биоэнергетика и метаболизм / Д. Нельсон, М. Кокс ; пер. с англ. — 4-е изд. — М. : Лаборатория знаний, 2020. — 636 с. : ил. — (Лучший зарубежный учебник). — ISBN 978-5-00101-247-4 (Т. 2); ISBN 978-5-00101-245-0.

**В соответствии со ст. 1299 и 1301 ГК РФ при устранении ограничений, установленных техническими средствами защиты авторских прав, правообладатель вправе требовать от нарушителя возмещения убытков или выплаты компенсации**

ISBN 978-5-00101-865-0 (Т. 2)

ISBN 978-5-00101-863-6

First published in the United States  
by W. H. FREEMAN AND COMPANY,  
New York

Copyright © 2008 by W. H. Freeman and Company  
All rights reserved.

© Перевод на русский язык,  
Лаборатория знаний, 2015

**II БИОЭНЕРГЕТИКА И МЕТАБОЛИЗМ****13 Основы биоэнергетики.  
Типы химических реакций 11****13.1. Биоэнергетика и термодинамика 12**

Преобразования энергии в биологических системах подчиняются законам термодинамики 12

Клеткам необходимы источники свободной энергии 14

Изменение стандартной свободной энергии непосредственно связано с константой равновесия 14

Изменения свободной энергии в реальных системах зависят от концентраций исходных веществ и продуктов реакции 17

Изменения стандартной свободной энергии аддитивны 18

**Краткое содержание 19**

**13.2. Химические основы биохимических реакций 20**

Биохимические и химические уравнения вовсе не одно и то же 27

**Краткое содержание 28**

**13.3. Перенос фосфатных групп и АТФ 28**

При гидролизе АТФ изменение свободной энергии выражается отрицательным числом, большим по абсолютной величине 29

Свободная энергия других фосфорилированных соединений и тиоэфиров тоже велика 32

АТФ поставляет энергию благодаря переносу групп, а не просто гидролиза 35

АТФ отдает фосфорильную, пирогосфорильную и аденильную группы 37

**Дополнение 13-1. АТФ поставляет энергию для светляков 39**

Для сборки информационных макромолекул необходима энергия 40

АТФ обеспечивает энергию для активного транспорта и для сокращения мышц 40

Во всех типах клеток происходит трансфосфорилирование нуклеотидов 40

Неорганические полифосфаты — потенциальные доноры фосфорильных групп 42

**Краткое содержание 43**

**13.4. Окислительно-восстановительные реакции в биологических системах 43**

Поток электронов может выполнять биологическую работу 43

Окислительно-восстановительные процессы можно представить в виде полуреакций 44

Биологические процессы окисления часто включают и дегидрирование 45

Восстановительный потенциал — мера сродства к электронам 47

Стандартные восстановительные потенциалы можно использовать для расчета изменений свободной энергии 48

Для окисления глюкозы до углекислого газа в клетках необходимы специальные переносчики электронов 49

Некоторые коферменты и белки служат универсальными переносчиками электронов 49

NADH и NADPH действуют совместно с дегидрогеназами — растворимыми переносчиками электронов 50

Дефицит в пище ниацина, витаминной формы NAD и NADP, вызывает пеллагу 53

Флавиноклеотиды прочно связываются с флавопротеинами 54

**Краткое содержание 55**

**Ключевые термины 56**

**Дополнительная литература для дальнейшего изучения 56**

**Вопросы и задачи 58**

**Анализ экспериментальных данных 63**

## 14 Гликолиз, глюконеогенез и пентозофосфатный путь 65

### 14.1. Гликолиз 66

Гликолиз протекает в две стадии	67
На подготовительной стадии гликолиза расходуется АТР	71
На второй стадии гликолиза образуются АТР и NADH	75
Выигрыш в АТР заметен при составлении полного баланса гликолиза	80
Гликолиз находится под строгим контролем	80

#### Дополнение 14-1. Медицина. Высокая скорость гликолиза в опухолевых тканях лежит в основе методов химиотерапии при некоторых онкологических заболеваниях и облегчает постановку диагноза 81

Нарушение потребления глюкозы клетками при сахарном диабете I типа	85
Краткое содержание	85

### 14.2. Метаболические пути, питающие гликолиз 86

Полисахариды и дисахариды пищи разлагаются до моносахаридов	86
Эндогенные гликоген и крахмал разлагаются в результате фосфорилиза	87
Другие моносахариды включаются в гликолиз на разных участках пути	88
Краткое содержание	90

### 14.3. Превращение пирувата в анаэробных условиях: брожение 90

Пируват является последним акцептором электронов при молочнокислом брожении	91
---	----

#### Дополнение 14-2. Спортсмены, аллигаторы и целаканты: гликолиз при пониженном содержании кислорода 92

Этанол — восстановленный продукт спиртового брожения	93
Тиаминпирофосфат переносит «активные» ацетальдегидные группы	93

#### Дополнение 14-3. Спиртовое брожение: пивоварение и производство биотоплива 94

С помощью брожения получают многие продукты питания и химические реагенты	96
Краткое содержание	97

### 14.4. Глюконеогенез 97

Превращение пирувата в фосфоенолпируват протекает в две экзергонические стадии	100
Второй обходной путь — превращение фруктозо-1,6-бисфосфата в фруктозо-6-фосфат	103
Третий обходной путь — образование глюкозы из глюкозо-6-фосфата	103
Глюконеогенез необходим, но сопряжен с большими энергетическими затратами	103
Интермедиаты цикла лимонной кислоты и некоторые аминокислоты являются глюкогенными	104
Млекопитающие не могут превращать жирные кислоты в глюкозу	105
Гликолиз и глюконеогенез взаимно регулируются	105

#### Дополнение 14-4. Медицина. Почему пифагорейцы не ели фалафель: дефицит глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы 106

Краткое содержание	106
--------------------	-----

### 14.5. Пентозофосфатный путь окисления глюкозы 107

На окислительном этапе образуются пентозофосфаты и NADPH	109
На неокислительном этапе пентозофосфаты превращаются в глюкозо-6-фосфат	109
Синдром Вернике–Корсакова усугубляется дефектом транскетолазы	112
Глюкозо-6-фосфат распределяется между гликолизом и пентозофосфатным путем	112
Краткое содержание	113

#### Ключевые термины 113

#### Дополнительная литература для дальнейшего изучения 113

#### Вопросы и задачи 115

#### Анализ экспериментальных данных 119

## 15 Принципы регуляции метаболизма 121

### 15.1. Регуляция метаболических путей 123

Клетки и организмы существуют в динамическом стационарном состоянии 123

Регулируется не только количество ферментов, но и их каталитическая активность 124

Обычно в клетке регулируются реакции, далекие от состояния равновесия 128

Адениновые нуклеотиды играют особую роль в регуляции метаболизма 129

**Краткое содержание** 132

### 15.2. Теория контроля метаболизма 132

Вклад каждого фермента в поток метаболитов можно измерить экспериментально 133

#### Дополнение 15-1. Практическая биохимия.

**Теория контроля метаболизма: количественные аспекты** 134

Коэффициент управления  $C$  определяет влияние ферментативной активности на поток метаболитов в метаболическом пути 135

Коэффициент эластичности  $\epsilon$  связан с откликом фермента на изменения концентраций метаболитов или регуляторов 136

Коэффициент отклика  $R$  отражает действие внешнего регулятора на поток через метаболический путь 136

Приложение теории контроля метаболизма к метаболизму углеводов дало неожиданные результаты 137

Теория контроля метаболизма предлагает общий метод для усиления потока в метаболическом пути 138

**Краткое содержание** 138

### 15.3. Согласованная регуляция гликолиза и глюконеогенеза 139

**Дополнение 15-2. Изоферменты: разные белки, катализирующие одну и ту же реакцию** 140

Глюкозо-6-фосфат по-разному влияет на гексокиназы печени и мышц 140

Регуляция гексокиназы IV (гликокиназы) и глюкозо-6-фосфатазы осуществляется на уровне транскрипции 143

Фосфофруктокиназа-1 и фруктозо-1,6-бисфосфатаза взаимно регулируются 143

Фруктозо-2,6-бисфосфат — мощный регулятор гликолиза и глюконеогенеза 144

Ксилулозо-5-фосфат — ключевой регулятор метаболизма углеводов и жиров 146

Гликолитический фермент пируваткиназа подвержен аллостерическому ингибированию со стороны АТФ 147

Превращение пирувата в фосфоенолпируват в процессе гликолиза регулируется несколькими способами 148

Регуляция гликолиза и глюконеогенеза на уровне транскрипции изменяет количество фермента (число его молекул) 149

**Дополнение 15-3. Медицина. Мутации, приводящие к возникновению редких форм сахарного диабета** 153

**Краткое содержание** 154

### 15.4. Метаболизм гликогена в клетках животных 154

Расщепление гликогена катализирует гликогенфосфоорилаза 155

Глюкозо-1-фосфат может подвергаться гликолизу или, претерпевая превращения в печени, пополнять запасы глюкозы в крови 157

Сахаронуклеотид UDP-глюкоза участвует в синтезе гликогена 158

**Дополнение 15-4. Карл и Герти Кори — пионеры исследований метаболизма гликогена и связанных с ним заболеваний** 159

Гликогенин обеспечивает связывание первых остатков сахара при синтезе гликогена 163

**Краткое содержание** 164

<b>15.5. Согласованная регуляция синтеза и распада гликогена</b>	<b>165</b>
Гликогенфосфорилаза подвержена аллостерической и гормональной регуляции	165
Регуляция гликогенсинтазы также осуществляется путем фосфорилирования – дефосфорилирования	168
Действие инсулина опосредовано киназой 3 гликогенсинтазы	168
Центральная роль фосфопротеинфосфатазы 1 в метаболизме гликогена	169
Аллостерические и гормональные сигналы координируют метаболизм углеводов	170
Метаболизм углеводов и жиров связаны гормональными и аллостерическими механизмами регуляции	173
<b>Краткое содержание</b>	<b>173</b>
<b>Ключевые термины</b>	<b>174</b>
<b>Дополнительная литература для дальнейшего изучения</b>	<b>174</b>
<b>Вопросы и задачи</b>	<b>176</b>
<b>Анализ экспериментальных данных</b>	<b>179</b>
<b>16 Цикл лимонной кислоты</b>	<b>181</b>
<b>16.1. Образование ацетил-СоА — активированного ацетата</b>	<b>182</b>
Пируват окисляется до ацетил-СоА и $\text{CO}_2$	183
В работе пируватдегидрогеназного комплекса участвуют пять коферментов	183
Пируватдегидрогеназный комплекс состоит из трех разных ферментов	184
Промежуточные вещества, образующиеся в процессе превращения субстрата, не покидают поверхности фермента	186
<b>Краткое содержание</b>	<b>187</b>
<b>16.2. Реакции цикла лимонной кислоты</b>	<b>188</b>
Цикл лимонной кислоты осуществляется в восемь стадий	190
<b>Дополнение 16-1. Ферменты со скрытой функцией</b>	<b>193</b>

<b>Дополнение 16-2. Синтазы и синтетазы, лигазы и лиазы, киназы, фосфатазы и фосфорилазы. Да такие названия кого угодно могут сбить с толку!</b>	<b>197</b>
<b>Дополнение 16-3. Цитрат: симметричная молекула с реакциями асимметричной природы</b>	<b>199</b>
Выделяющаяся в цикле лимонной кислоты энергия эффективно сохраняется	201
Почему окисление ацетата осуществляется так сложно?	202
Компоненты цикла лимонной кислоты — важные интермедиаты биосинтеза	203
Анаплеротические реакции служат для восполнения затрат интермедиатов цикла лимонной кислоты	204
<b>Дополнение 16-4. Цитратсинтаза, газированные напитки и запасы продовольствия</b>	<b>204</b>
Биотин в составе пируваткарбоксилазы переносит группы $\text{CO}_2$	205
<b>Краткое содержание</b>	<b>207</b>
<b>16.3. Регуляция цикла лимонной кислоты</b>	<b>208</b>
Образование ацетил-СоА под действием пируватдегидрогеназного комплекса регулируется аллостерическими и ковалентными взаимодействиями	208
Регуляция цикла лимонной кислоты осуществляется на трех экзергонических стадиях	209
В цикле лимонной кислоты может происходить туннелирование субстрата, характерное для полиферментных комплексов	210
Некоторые мутации генов ферментов, участвующих в цикле лимонной кислоты, способствуют развитию рака	211
<b>Краткое содержание</b>	<b>211</b>
<b>16.4. Глиоксилатный цикл</b>	<b>211</b>
В глиоксилатном цикле из ацетата образуются четырехуглеродные соединения	212
Цикл лимонной кислоты и глиоксилатный цикл регулируются согласованно	213
<b>Краткое содержание</b>	<b>215</b>

Ключевые термины	215
Дополнительная литература	
для дальнейшего изучения	215
Вопросы и задачи	217
Анализ экспериментальных данных	222

## 17 Катаболизм жирных кислот 225

### 17.1. Расщепление, активация и транспорт жиров 226

Жиры пищи всасываются в тонкой кишке	226
Активацию запасенных триацилглицеринов инициируют гормоны	228
Жирные кислоты активируются и переносятся в митохондрии	230
Краткое содержание	232

### 17.2. Окисление жирных кислот 232

β-Окисление насыщенных жирных кислот проходит в четыре основные стадии	233
Ацетил-СоА и АТР образуются при повторении четырех реакций β-окисления	235

#### Дополнение 17-1. У медведей во время зимней спячки происходит β-окисление жиров 236

В дальнейшем ацетил-СоА может окисляться в цикле трикарбоновых кислот	237
---	-----

Для окисления ненасыщенных жирных кислот требуются две дополнительные реакции	237
---	-----

Для полного окисления жирных кислот с нечетным числом атомов углерода требуются три дополнительные реакции	239
--	-----

#### Дополнение 17-2. Кофермент В<sub>12</sub>: «радикальное» решение сложной задачи 240

Окисление жирных кислот строго регулируется	241
---	-----

Синтезу белков, необходимых для катаболизма липидов, способствуют факторы транскрипции	243
--	-----

Генетические нарушения в ацил-СоА-дегидрогеназах — причина серьезных заболеваний	245
--	-----

Пероксисомы тоже участвуют в β-окислении	245
Пероксисомы и глиоксисомы растений используют ацетил-СоА, полученный при β-окислении, как предшественник в биосинтезе	247

Ферменты β-окисления из разных органелл в ходе эволюции приобрели отличия	247
---	-----

ω-Окисление жирных кислот происходит в эндоплазматическом ретикулуме	249
--	-----

Фитановая кислота подвергается α-окислению в пероксисомах	250
---	-----

Краткое содержание	250
--------------------	-----

### 17.3. Кетоновые тела 251

Кетоновые тела, образующиеся в печени, экспортируются в другие органы в качестве источников энергии	252
---	-----

При диабете и голодании кетоновые тела образуются сверх нужного количества	253
--	-----

Краткое содержание	254
--------------------	-----

Ключевые термины	254
------------------	-----

Дополнительная литература для дальнейшего изучения	254
--	-----

Вопросы и задачи	255
------------------	-----

Анализ экспериментальных данных	259
---------------------------------	-----

## 18 Окисление аминокислот и образование мочевины 261

### 18.1. Метаболические пути аминокрупп 262

Белки пищи подвергаются ферментативному расщеплению до аминокислот	264
--	-----

Пиридоксальфосфат участвует в переносе α-аминогруппы на α-кетоглутарат	266
--	-----

#### Дополнение 18-1. Медицина. Диагностика повреждений органов 269

В печени аминокруппа глутамата высвобождается в виде аммиака	269
--	-----

В кровотоке аммиак транспортируется глутамином	270
--	-----

Аланин переносит аммиак из скелетных мышц в печень	271
--	-----

Аммиак токсичен для животных	272
------------------------------	-----

Краткое содержание	272
--------------------	-----



<b>18.2. Выделение азота и цикл мочевины</b>	<b>273</b>
Мочевина образуется из аммиака в пяти ферментативных реакциях	273
Цикл лимонной кислоты и цикл мочевины могут быть взаимосвязанными	275
Ферментативные активности в цикле мочевины регулируются на двух уровнях	276
Взаимосвязи путей уменьшают энергетическую цену синтеза мочевины	277
Генетические дефекты цикла мочевины могут нести угрозу для жизни	277
<b>Краткое содержание</b>	<b>279</b>
<b>18.3. Пути деградации углеродного скелета аминокислот</b>	<b>279</b>
Одни аминокислоты превращаются в глюкозу, другие — в кетоновые тела	280
В катаболизме аминокислот важную роль играют несколько коферментов	281
Шесть аминокислот расщепляются до пирувата	285
Семь аминокислот распадаются до ацетил-КоА	288
Катаболизм фенилаланина у некоторых людей может быть нарушен	291
Пять аминокислот превращаются в $\alpha$ -кетоглутарат	292
Превращение четырех аминокислот происходит до сукцинил-КоА	294
<b>Дополнение 18-2. Медицина. Ученые нашли объяснение загадочного убийства</b>	<b>295</b>
Разветвленные аминокислоты не деградируют в печени	296
Аспарагин и аспартат расщепляются до оксалоацетата	297
<b>Краткое содержание</b>	<b>298</b>
<b>Ключевые термины</b>	<b>299</b>
<b>Дополнительная литература для дальнейшего изучения</b>	<b>299</b>
<b>Вопросы и задачи</b>	<b>300</b>
<b>Анализ экспериментальных данных</b>	<b>303</b>

## 19 Окислительное фосфорилирование и фотофосфорилирование 305

### ОКИСЛИТЕЛЬНОЕ ФОСФОРИЛИРОВАНИЕ

<b>19.1. Реакции переноса электронов в митохондриях</b>	<b>306</b>
Электроны переносят универсальные акцепторы электронов	307
Электроны проходят через цепь встроенных в мембрану переносчиков	309
Переносчики электронов в дыхательной цепи митохондрий образуют полиферментные комплексы	313
Митохондриальные комплексы могут образовывать ассоциаты — «респирасомы»	320
Энергия, высвобождаемая при переносе электронов в дыхательной цепи, запасается в виде протонного градиента (электрохимического потенциала)	322
При окислительном фосфорилировании образуются активные формы кислорода (АФК)	324
<b>Дополнение 19-1. Горячие растения с отвратительным запахом и альтернативные пути переноса электронов</b>	<b>325</b>
В митохондриях растений окисление NADH протекает по другим механизмам	326
<b>Краткое содержание</b>	<b>326</b>
<b>19.2. Синтез АТФ</b>	<b>327</b>
Фермент АТФ-синтаза состоит из двух главных компонентов — $F_1$ и $F_o$	331
Молекулы АТФ связаны с поверхностью ферментного комплекса $F_1$ прочнее, чем молекулы ADP	331
Протонный градиент выступает движущей силой для высвобождения АТФ с поверхности фермента	333
Каждая $\beta$ -субъединица АТФ-синтазы может существовать в трех различных конформациях	333
Механизм вращательного катализа — ключ к пониманию изменений селективности связывающих центров	336



Хемиосмотическая теория допускает дробные значения для соотношения между количеством поглощенного $O_2$ и количеством образованного АТФ	338	Мутации митохондриальных генов вызывают заболевания человека	354
Протон-движущая сила используется для активного транспорта веществ через мембрану	339	Диабет может возникать из-за дефекта митохондрий в $\beta$ -клетках поджелудочной железы	355
В окислении внемитохондриального NADH участвуют челночные системы	340	<b>Краткое содержание</b>	356
<b>Краткое содержание</b>	342	<b>ФОТОСИНТЕЗ: ПОГЛОЩЕНИЕ СОЛНЕЧНОЙ ЭНЕРГИИ</b>	
<b>19.3. Регуляция окислительного фосфорилирования</b>	<b>343</b>	<b>19.6. Основные особенности фотофосфорилирования</b>	<b>357</b>
Образование АТФ при окислительном фосфорилировании регулируется энергетическими потребностями клетки	343	У растений фотосинтез происходит в хлоропластах	358
При гипоксии гидролиз АТФ в клетках блокируется белковым ингибитором	344	Свет индуцирует поток электронов в хлоропластах	359
Гипоксия приводит к образованию АФК и некоторым адаптационным реакциям	345	<b>Краткое содержание</b>	359
Все стадии синтеза АТФ при катаболизме углеводов координируются взаимосвязанными регуляторными механизмами	346	<b>19.7. Поглощение света</b>	<b>359</b>
<b>Краткое содержание</b>	346	При фотосинтезе световую энергию поглощают хлорофиллы	361
<b>19.4. Роль митохондрий в термогенезе, синтезе стероидов и апоптозе</b>	<b>347</b>	Вспомогательные пигменты расширяют диапазон длин волн поглощаемого света	361
Разобщение дыхания и фосфорилирования в митохондриях бурого жира позволяет генерировать тепло	348	Хлорофиллы передают энергию света реакционным центрам путем переноса экситона на соседние молекулы	365
Митохондриальные ферменты системы Р-450 катализируют гидроксилирование стероидов	348	<b>Краткое содержание</b>	367
Митохондрии играют важную роль в иницировании апоптоза	350	<b>19.8. Основной фотохимический процесс — это индуцированный светом перенос электронов</b>	<b>367</b>
<b>Краткое содержание</b>	351	У бактерий присутствует один из двух типов фотохимических реакционных центров	367
<b>19.5. Митохондриальные гены: происхождение и мутации</b>	<b>351</b>	Кинетические и термодинамические факторы, препятствующие потере энергии	371
Митохондрии возникли в результате эндосимбиоза	352	У растений две реакционные фотосистемы взаимодействуют между собой	372
На протяжении жизни организма в митохондриальной ДНК накапливаются мутации	353	Антенные молекулы хлорофиллов образуют с переносчиками электронов функциональные комплексы	374
		Цитохромный комплекс $b_6f$ связывает фотосистемы I и II	376
		Циклический поток электронов между ФС I и цитохромным комплексом $b_6f$ увеличивает продукцию АТФ по сравнению NADPH	377

Перестройка фотосинтетического аппарата изменяет распределение светопоглощающего комплекса II между двумя фотосистемами	377	Синтез каждого триозофосфата из $\text{CO}_2$ требует шесть NADPH и девять АТФ	415
Вода расщепляется кислород-продуцирующим комплексом	379	Транспортная система выводит триозофосфаты из хлоропласта и импортирует фосфат	417
<b>Краткое содержание</b>	381	Четыре фермента цикла Кальвина косвенно активируются светом	418
<b>19.9. Синтез АТФ в процессе фотофосфорилирования</b>	<b>381</b>	<b>Краткое содержание</b>	419
Протонный градиент связывает процессы фосфорилирования и переноса электронов	382	<b>20.2. Фотодыхание, <math>\text{C}_4</math>- и САМ-пути</b>	<b>420</b>
Установлена стехиометрия процесса фотофосфорилирования	383	Фотодыхание — следствие оксигеназной активности рубиско	420
АТФ-синтаза хлоропластов по строению и функциям напоминает ферментативный комплекс в митохондриях	384	Усвоение фосfogлицерата обходится клетке весьма дорого	421
<b>Краткое содержание</b>	385	У $\text{C}_4$ -растений фиксация $\text{CO}_2$ и активность рубиско пространственно разделены	422
<b>19.10. Эволюция оксигенного фотосинтеза</b>	<b>385</b>	У САМ-растений фиксация $\text{CO}_2$ и активность рубиско разделены во времени	426
Хлоропласты возникли в результате эволюционного развития эндосимбиоза бактерий	386	<b>Краткое содержание</b>	426
У галофильных бактерий один и тот же белок поглощает энергию солнечного света и перекачивает протоны из клетки, создавая движущую силу для синтеза АТФ	387	<b>20.3. Биосинтез крахмала и сахарозы</b>	<b>426</b>
<b>Краткое содержание</b>	388	ADP-глюкоза — субстрат для синтеза крахмала в пластидах растений и гликогена у бактерий	426
<b>Ключевые термины</b>	390	UDP-глюкоза является субстратом для синтеза сахарозы в цитозоле клеток листьев	428
<b>Дополнительная литература для дальнейшего изучения</b>	390	Превращение триозофосфатов в сахарозу и крахмал жестко регулируется	429
<b>Вопросы и задачи</b>	395	<b>Краткое содержание</b>	430
<b>Анализ экспериментальных данных</b>	401	<b>20.4. Синтез полисахаридов клеточной стенки: целлюлоза растений и пептидогликан бактерий</b>	<b>431</b>
<b>20 Биосинтез углеводов у растений и бактерий</b>	<b>403</b>	Целлюлоза синтезируется надмолекулярными структурами в плазматической мембране	432
<b>20.1. Фотосинтез углеводов</b>	<b>404</b>	Олигосахариды, которые связаны с липидами, — предшественники бактериальной клеточной стенки	433
Пластиды — уникальные органеллы растительных клеток и водорослей	405	<b>Краткое содержание</b>	434
Ассимиляция углекислого газа происходит в три стадии	406	<b>20.5. Интеграция углеводного метаболизма в растительной клетке</b>	<b>435</b>
		В прорастающих семенах жиры и белки превращаются в глюкозу в ходе глюконеогенеза	436

Метаболические пути в различных органеллах связывают пулы общих интермедиатов	437
<b>Краткое содержание</b>	438
<b>Ключевые термины</b>	438
<b>Дополнительная литература</b>	
<b>для дальнейшего изучения</b>	439
<b>Вопросы и задачи</b>	440
<b>Анализ экспериментальных данных</b>	443

## **21 Биосинтез липидов 445**

### **21.1. Биосинтез жирных кислот и эйкозаноидов 445**

Малонил-СоА образуется из ацетил-СоА и гидрокарбоната	446
Синтез жирных кислот происходит в повторяющихся реакционных циклах	447
Синтаза жирных кислот млекопитающих содержит несколько активных центров	449
Синтаза жирных кислот присоединяет ацетильную и малонильную группы	450
Реакции, катализируемые синтазой жирных кислот, повторяются до образования пальмитата	452
Синтез жирных кислот у многих организмов происходит в цитозоле, а у растений — в хлоропластах	453
Ацетат выводится из митохондрий в виде цитрата	455
Биосинтез жирных кислот жестко регулируется	455
Длинноцепочечные насыщенные жирные кислоты синтезируются из пальмитата	457
Для десатурации жирных кислот требуются оксидазы со смешанной функцией	458
<b>Дополнение 21-1. Оксидазы со смешанной функцией, оксигеназы и цитохром P-450 459</b>	459
Эйкозаноиды образуются из содержащих 20 углеродных атомов полиненасыщенных жирных кислот	461
<b>Краткое содержание</b>	464

### **21.2. Биосинтез триацилглицеринов 464**

Триацилглицерины и глицерофосфолипиды синтезируются из одних и тех же предшественников	464
Биосинтез триацилглицеринов у животных регулируется гормонами	466
Жировая ткань генерирует глицерин-3-фосфат путем глицеронеогенеза	468
Тиазолидиндионы применяют при диабете II типа для увеличения глицеронеогенеза	469
<b>Краткое содержание</b>	470

### **21.3. Биосинтез мембранных фосфолипидов 470**

Клетки используют две стратегии присоединения полярных «головок» фосфолипидов	470
Для синтеза фосфолипидов у <i>E. coli</i> служат CDP-диацилглицерины	472
Эукариоты синтезируют анионные фосфолипиды из CDP-диацилглицеринов	472
У эукариот метаболические пути образования фосфатидилсерина, фосфатидилэтаноламина и фосфатидилхолина взаимосвязаны	472
При синтезе плазмалогенов образуется простой эфир жирного спирта	476
В синтезах сфинголипидов и глицерофосфолипидов некоторые предшественники и некоторые механизмы общие	476
Полярные липиды локализуются в специальных клеточных мембранах	478
<b>Краткое содержание</b>	479

### **21.4. Биосинтез холестерина, стероидов и изопреноидов 479**

Холестерин производится из ацетил-СоА в четыре стадии	480
Соединения холестерина в организме	484
Холестерин и другие липиды переносят липопротеины плазмы крови	485

<b>Дополнение 21-2. Медицина. Аллели apoE определяют частоту возникновения болезни Альцгеймера</b>	<b>487</b>
Эфиры холестерина попадают в клетку путем эндоцитоза с участием рецепторов	490
Несколько уровней регуляции биосинтеза холестерина	491
<b>Дополнение 21-3. Медицина. Липидная гипотеза и создание статинов</b>	<b>493</b>
Стероидные гормоны образуются путем расщепления боковой цепи холестерина и окисления	495
Промежуточные продукты биосинтеза холестерина участвуют во многих других метаболических путях	496
<b>Краткое содержание</b>	<b>497</b>
<b>Ключевые термины</b>	<b>497</b>
<b>Дополнительная литература для дальнейшего изучения</b>	<b>498</b>
<b>Вопросы и задачи</b>	<b>499</b>
<b>Анализ экспериментальных данных</b>	<b>501</b>

## **22 Биосинтез аминокислот, нуклеотидов и связанных с их метаболизмом молекул 505**

<b>22.1. Общий обзор метаболизма азота</b>	<b>506</b>
В круговороте азота поддерживается пул биологически доступного азота	506
<b>Дополнение 22-1. Необычный стиль жизни многочисленных, но загадочных существ</b>	<b>507</b>
Азот фиксируется ферментным комплексом нитрогеназой	510
Аммоний включается в биомолекулы через глутаминовую кислоту (глутамат) и глутамин	513
Глутаминсинтетаза — основной регуляторный пункт в метаболизме азота	515
Реакции, играющие особую роль в биосинтезе аминокислот и нуклеотидов	517
<b>Краткое содержание</b>	<b>517</b>

<b>22.2. Биосинтез аминокислот</b>	<b>518</b>
$\alpha$ -Кетоглутарат — предшественник глутаминовой кислоты, глутамина, пролина и аргинина	519
Серин, глицин и цистеин — производные 3-фосфоглицерата	519
Из оксалоацетата и пирувата могут быть синтезированы три заменимые и шесть незаменимых аминокислот	523
Хоризмат — ключевое соединение в синтезе триптофана, фенилаланина и тирозина	523
При биосинтезе гистидина используются предшественники пуринового биосинтеза	529
Биосинтез аминокислот регулируется аллостерически	529
<b>Краткое содержание</b>	<b>532</b>
<b>22.3. Производные аминокислот</b>	<b>532</b>
Глицин — предшественник порфиринов	532
<b>Дополнение 22-2. Биохимия у королей и вампиров</b>	<b>534</b>
Гем — источник желчных пигментов	535
Аминокислоты — предшественники креатина и глутатиона	536
D-Аминокислоты найдены главным образом у бактерий	538
Ароматические аминокислоты — предшественники многих растительных веществ	538
Биологические амины — продукты декарбоксилирования аминокислот	538
<b>Дополнение 22-3. Медицина. Лечение африканской сонной болезни биохимическим «троянским конем»</b>	<b>540</b>
Аргинин — предшественник оксида азота в биологическом синтезе	542
<b>Краткое содержание</b>	<b>543</b>
<b>22.4. Биосинтез и деградация нуклеотидов</b>	<b>543</b>
Синтез нуклеотидов <i>de novo</i> начинается с PRPP	544
Биосинтез нуклеотидов регулируется по механизму отрицательной обратной связи	547

Пиримидиновые нуклеотиды образуются из аспартата, PRPP и карбамоилфосфата	547
Биосинтез пиримидиновых нуклеотидов регулируется по механизму отрицательной обратной связи	549
Нуклеозидмонофосфаты превращаются в нуклеозидтрифосфаты	550
Рибонуклеотиды служат предшественниками дезоксирибонуклеотидов	550
Тимидилат образуется из dCDP и dUMP	554
При распаде пуринов и пиримидинов образуются мочевая кислота и мочевины	555
Пуриновые и пиримидиновые основания повторно используются в путях реутилизации	556
Избыток мочевой кислоты вызывает подагру	557
Большинство ферментов, служащих мишенями химиотерапевтических препаратов, относятся к пути биосинтеза нуклеотидов	558
<b>Краткое содержание</b>	560
<b>Ключевые термины</b>	560
<b>Дополнительная литература</b>	
для дальнейшего изучения	561
<b>Вопросы и задачи</b>	561
<b>Анализ экспериментальных данных</b>	563

## 23 Гормональная регуляция и интеграция метаболизма у млекопитающих 565

<b>23.1. Гормоны: различные структуры для различных функций</b>	566
Для обнаружения и очистки гормонов необходимы биологические исследования	567
<b>Дополнение 23-1. Медицина. Как открывали гормоны. Тяжелый путь к чистому инсулину</b>	568
Гормоны действуют через специфические клеточные рецепторы с высоким сродством	570
Гормоны химически разнообразны	571

Высвобождение гормонов регулируется нейрональными и гормональными сигналами иерархически	576
<b>Краткое содержание</b>	579

<b>23.2. Тканеспецифичный метаболизм: разделение функций</b>	579
Процессы в печени и распределение питательных веществ	579
Жировая ткань запасает и поставляет жирные кислоты	585
Термогенная функция бурой жировой ткани	586
Мышцы используют АТФ для механической работы	587
Мозг использует энергию для передачи электрических импульсов	590
Переносчики кислорода, метаболиты и гормоны крови	591
<b>Краткое содержание</b>	593

<b>23.3. Гормональная регуляция энергетического метаболизма</b>	593
Инсулин препятствует чрезмерному повышению уровня глюкозы в крови	595
Поджелудочная железа секретирует инсулин или глюкагон в ответ на изменения уровня глюкозы крови	595
Глюкагон препятствует чрезмерному понижению уровня глюкозы крови	598
Во время голодания и при истощении метаболизм переключается на обеспечение энергией мозга	599
Адреналин сигнализирует о предстоящей физической нагрузке	602
Кортизол сигнализирует о стрессе, в том числе о низком уровне глюкозы	602
Сахарный диабет развивается из-за нарушений образования инсулина или дефектов его действия	603
<b>Краткое содержание</b>	604

<b>23.4. Ожирение и регуляция массы тела</b>	604
Жировая ткань выполняет важную эндокринную функцию	605

Лептин стимулирует образование пептидных гормонов, снижающих аппетит	607	Влияние грелина и РYY <sub>3-36</sub> на кратковременное пищевое поведение	613
Лептин включает сигнальный каскад, регулирующий экспрессию генов	608	<b>Краткое содержание</b>	614
Лептиновая система участвует в регуляции ответа на истощение	609	<b>23.5. Ожирение, метаболический синдром и диабет II типа</b>	<b>615</b>
Инсулин действует в аркуатном ядре, регулируя питание и запасание энергии	609	При диабете II типа потеряна чувствительность тканей к инсулину	615
Адипонектин увеличивает чувствительность к инсулину, действуя через AMPK	610	Помочь больным диабетом II типа могут диета, физическая нагрузка и лекарственная терапия	617
Экспрессия генов, играющих главную роль в поддержании массы тела, регулируется рационом питания	612	<b>Краткое содержание</b>	618
		<b>Ключевые термины</b>	<b>618</b>
		<b>Дополнительная литература для дальнейшего изучения</b>	<b>619</b>
		<b>Вопросы и задачи</b>	<b>620</b>
		<b>Анализ экспериментальных данных</b>	<b>622</b>
		<b>Предметно-именной указатель</b>	<b>625</b>