

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА  
И ПРОДОВОЛЬСТВИЯ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ

ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ, НАУКИ И КАДРОВ

Учреждение образования  
«БЕЛОРУССКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ  
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ АКАДЕМИЯ»

Кафедра химии

# **ХИМИЯ**

## **ОРГАНИЧЕСКАЯ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХИМИЯ**

*Методические указания по изучению дисциплины  
для студентов специальностей 1-74 03 01 Зоотехния,  
1-74 03 03 Промышленное рыбководство*

Горки  
БГСХА  
2015

УДК 547+542(072)

ББК 24я73

X46

*Рекомендовано методической комиссией  
агробиологического факультета.  
Протокол № 6 от 25 июля 2015 г.*

**Авторы:**

кандидаты сельскохозяйственных наук, доценты

*О. В. Поддубная, И. В. Ковалёва, Е. В. Мохова, М. Н. Шагитова*

**Рецензент:**

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент *Д. С. Долина*

**Химия. Органическая и биологическая химия :**  
X46 методические указания по изучению дисциплины / О. В. Поддубная [и др.]. – Горки : БГСХА, 2015. – 144 с.

Приведена информация по изучению реакционной способности органических веществ и общих закономерностях органических реакций. Особое внимание уделяется реакциям, аналоги которых встречаются в живой природе. Кратко и доступно рассмотрены теоретические вопросы биохимии, что позволит студентам очной и заочной форм обучения понять и усвоить материал, который изложен в соответствии с современными требованиями, предъявляемыми к подготовке специалистов.

Для студентов специальностей 1-74 03 01 Зоотехния, 1-74 03 03 Промышленное рыбоводство.

УДК 547+542(072)

ББК 24я73

© УО «Белорусская государственная  
сельскохозяйственная академия», 2015

## ВВЕДЕНИЕ

Органические вещества являются материальными носителями жизни на Земле. Каждая живая клетка содержит десятки органических соединений, в том числе таких сложных, как липиды, белки, углеводы, нуклеиновые кислоты, гормоны, витамины, которые находятся в постоянных взаимопревращениях, обеспечивая жизнедеятельность организмов. В сложном комплексе физико-химических процессов, протекающих в организме и составляющих основу жизни, участвуют преимущественно органические вещества. Химия базируется на знании структуры и свойств этих веществ и позволяет понять закономерности химических процессов, протекающих в живых организмах. Изучение химического состава органических веществ и живых организмов, а также закономерностей химических реакций, лежащих в основе биохимических превращений, дает возможность управлять процессами жизнедеятельности с целью повышения продуктивности животноводства, птицеводства и рыбоводства.

В данных методических указаниях, составленных в соответствии со стандартами и учебной программой, студентам предлагаются теоретический минимум по разделам органической и биологической химии дисциплины «Химия», методика выполнения заданий по основным темам, а также задания для самоподготовки.

При рассмотрении теоретических вопросов рекомендуется обращаться к учебным пособиям и учебникам, приведенным в списке литературы, а также при необходимости использовать дополнительную информацию.

Построение заданий рассчитано на постепенное усвоение студентами всех тем разделов. Предлагаемые задания могут быть использованы не только в процессе самостоятельной работы, но и в ходе лабораторных занятий и аудиторного контроля.

В результате изучения разделов органической и биологической химии студент должен: закрепить основные химические понятия и законы; усвоить наиболее важные термодинамические и кинетические закономерности химических процессов; изучить свойства растворов и ионных процессов, свойства биогенных элементов и их соединений, представляющих наибольший интерес для специалистов-зоотехников и рыбоводов; понять химическую природу органических соединений и

их биологическую роль; изучить применение биологически активных веществ в зоотехнической практике; усвоить основные закономерности метаболических процессов, лежащих в основе физиологических явлений; уяснить вопросы функциональной биохимии, в частности биохимии крови, мышц, нервной и соединительной ткани, печени и основ биохимии продуктивности; сформировать представление о биоэнергетике живого организма.

Согласно программе курса изучаемые темы имеют профессиональную направленность, что помогает сформировать у студентов биологическое мышление. Понимание студентами общих закономерностей поведения органических соединений в химических реакциях во взаимосвязи с их строением, умение прогнозировать свойства органических соединений, опираясь на теоретические концепции органической химии, позволяет получить базовые знания для освоения дисциплин профессионального цикла, прежде всего, кормления, разведения сельскохозяйственных животных, ветеринарии, зоогигиены.

# 1. СОДЕРЖАНИЕ УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЫ

## Органическая химия

### 1. Теоретические основы органической химии

Основы современной теории строения органических соединений. Основные классы органических соединений. Структурные формулы, изомерия органических соединений, классификация. Номенклатура органических соединений (ИЮПАК). Взаимное влияние атомов. Электронные эффекты. Понятие реакционного центра. Классификация органических реакций и их компонентов. Сравнительная характеристика реакционной способности атомов углерода в состоянии  $sp^3$ ,  $sp^2$ ,  $sp$ -гибридизации.

### 2. Общие закономерности строения и реакционной способности кислородсодержащих органических соединений

Классификация, номенклатура спиртов, фенолов, оксосоединений и карбоновых кислот. Основные физико-химические свойства. Важнейшие представители, распространение в природе, биологическая роль и применение в зоотехнической практике. Карбоновые кислоты со смешенными функциями. Гидроксикислоты, фенолоксикислоты, оксокислоты. Особенности химических свойств, биологическая роль.

### 3. Липиды

Общая характеристика липидов, классификация, биологическая роль. Простые липиды. Нейтральные жиры (триацилглицерины). Строение жиров. Характеристика кислот, входящих в состав жиров. Физико-химические свойства жиров: растворимость, эмульгирование, температуры плавления, гидролиз, гидрогенизация, галогенирование. Мыла, детергенты. Аналитические константы жиров: йодное число, число омыления, кислотное число. Прогоркание жиров.

Понятие о восках. Спермацет, ланолин, пчелиный воск. Их роль.

Стероиды. Строение, биологическая роль. Холестерин.

Сложные липиды. Строение, биологическая роль. Важнейшие представители фосфолипидов, гликолипидов.

#### 4. Углеводы

Понятие, распространение в природе, биологическая роль. Классификация. Номенклатура.

Моносахариды. Стереоизомерия, L- и D-ряды, оптические антиподы, диастереомеры, эпимеры. Цикло-оксотаутомерия, способы изображения (формулы Фишера и Хеуорса), пиранозы и фуранозы,  $\alpha$ - и  $\beta$ -аномеры, полуацетальный (гликозидный) гидроксил. Физические свойства, мутаротация. Химические свойства моносахаридов: окисление, восстановление, эпимеризация, образование простых и сложных эфиров (ацетаты, фосфаты), образование гликозидов, конденсация. Качественные реакции на моносахариды. Производные моносахаридов. Отдельные представители. Биологическая роль.

Дисахариды. Мальтоза, лактоза, целлобиоза, сахароза. Восстанавливающие, невосстанавливающие сахара. Строение, свойства, распространение в природе.

Полисахариды. Химическое строение, свойства, распространение в природе, биологическая роль. Гомополисахариды. Крахмал, гликоген, целлюлоза, декстраны. Гетерополисахариды. Гиалурионовая кислота, хондроитинсульфат, гепарин.

#### 5. Азотсодержащие соединения: аминокислоты, пептиды и белки

Аминокислоты. Классификация, изомерия, номенклатура. Протеиновые аминокислоты. Физические свойства. Поведение аминокислот в растворе, изоэлектрическая точка. Химические свойства аминокислот: образование пептидов, хелатов; окисление, декарбоксилирование, дезаминирование. Взаимодействие с азотистой кислотой, формальдегидом, нингидрином и применение этих реакций для количественного определения аминокислот. Качественные реакции аминокислот.

Пептиды. Белки. Строение, классификация, номенклатура. Распространение в природе, биологическая роль. Строение и уровни структурной организации белков. Типы связей и их роль в молекулах белков: пептидная, водородная, дисульфидная, ионная, сложноэфирная связи, гидрофобное взаимодействие. Мономерные и олигомерные белки.

Физико-химические свойства белков. Амфотерность, буферные свойства. Гидролиз белка. Коллоидное состояние белков, изоэлектри-

ческая точка, коагуляция и денатурация. Определение аминокислотного состава белка. Методы выделения и очистки белков (высаливание, осаждение органическими растворителями, диализ, хроматография, электрофорез).

## **6. Гетероциклические соединения. Нуклеиновые кислоты**

Гетероциклические соединения. Общая характеристика. Классификация. Ароматичность гетероциклических систем. Кислотные и основные свойства. Пятичленные, шестичленные гетероциклы с одним и двумя гетероатомами и их производные. Конденсированные системы гетероциклов. Отдельные представители. Биологическая роль. Понятие об алкалоидах, распространение в природе.

Нуклеиновые кислоты. Понятие о нуклеиновых кислотах. Биологическая роль. Нуклеотиды, нуклеозиды. Строение и уровни организации нуклеиновых кислот (ДНК, РНК). Принцип комплементарности, правило Чаргаффа. Понятие о генах, кодонах. Особенности строения РНК. Виды РНК и их биологическая роль. Биологическая роль нуклеотидов: АТФ, цАМФ, ФАД (ФМН), НАД.

## **Биологическая химия**

### **1. Витамины**

Витамины: классификация, номенклатура (буквенная, химическая, физиологическая), участие в обмене веществ. Понятие о витаминах, провитаминах, авитаминах. Понятие об авитаминозе, гиповитаминозе, гипервитаминозе. Источники витаминов для сельскохозяйственных животных. Биологическая роль и связь с ферментами.

Основные жирорастворимые (А, D, E, K) и водорастворимые витамины (В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, В<sub>3</sub>, В<sub>5</sub>, В<sub>6</sub>, В<sub>12</sub>, Н, С, Р, фолиевая кислота). Краткая характеристика каждого витамина: название, химическая структура, физические свойства, участие в обмене веществ, проявление специфических признаков заболеваний, связанных с витаминами, источники витамина.

Витаминоподобные вещества (витамин F, коэнзим Q, витамин U, парааминобензойная кислота, В<sub>15</sub>, инозит, холин, липоевая кислота). Участие в обмене веществ.

## 2. Ферменты

Ферменты как биокатализаторы. Классификация и номенклатура ферментов. Химическая природа, строение и свойства ферментов. Одно- и двухкомпонентные ферменты. Холофермент. Апофермент. Кофактор. Соединения, выступающие в роли кофактора, коферменты. Понятие об активном центре ферментов. Аллостерический центр. Понятия о проферментах, мультиферментных комплексах. Изоферменты.

Представление о механизме действия ферментов. Энергия активации. Схема Михаэлиса – Ментена. Факторы, влияющие на скорость ферментативной реакции (природа реагирующих веществ, концентрация фермента и субстрата, условия протекания реакции).

Основные свойства ферментов. Высокая каталитическая активность и единицы активности ферментов. Специфичность и обратимость действия. Влияние температуры, реакции среды, присутствия активаторов и ингибиторов на каталитическую активность ферментов. Регуляция ферментативной активности. Регуляция путем изменения скорости синтеза ферментов, путем ковалентной модификации, ассоциации и диссоциации. Аллостерическая регуляция, принцип обратной связи. Ингибирование. Использование ферментных препаратов в животноводстве и промышленном рыбоводстве.

## 3. Обмен веществ и энергии. Биологическое окисление

Общая характеристика обмена веществ и энергии. Основной и продуктивный обмен. Понятие о промежуточном обмене (метаболизме), лимитирующих этапах, узловых метаболитах. Анаболизм. Катаболизм. Соотношения анаболических и катаболических процессов у растущих животных, птиц, рыб и при патологии.

Биоэнергетика. Значение высокоэнергетических фосфатов в биоэнергетике. Биологическое окисление и его особенности. Ферменты и коферменты, участвующие в окислительно-восстановительных процессах. Характеристика дыхательной цепи. Окислительное фосфорилирование как механизм аккумуляции энергии. Образование АТФ при окислении НАДН(Н) и ФАДН<sub>2</sub> в дыхательной цепи. Понятия субстратного фосфорилирования, свободного окисления. Цикл трикарбоновых кислот, его интеграционная, амфиболическая (анаболическая и катаболическая), энергетическая и водороднодонорная функции. Выход АТФ при окислении ацетил-КоА.

Микросомальное окисление. Роль печени в детоксикации различных веществ.

#### **4. Гормоны**

Общая характеристика и биологическая роль гормонов. Классификация гормонов по месту синтеза, характеру и механизму действия, химической природе.

Представление о механизме нейрогуморальной регуляции обмена веществ. Пути проявления регулирующего действия гормонов. Взаимосвязь гормонов, ферментов, витаминов. Механизм действия гормонов различной химической природы. Рецепторы гормонов, внутриклеточные посредники передачи сигнала гормона ферменту (цАМФ, ионы кальция, фосфоинозитиды).

Гормоны – производные аминокислот (гормоны щитовидной железы, мозгового слоя надпочечников). Белковые и пептидные гормоны (гормоны гипоталамуса, гипофиза, поджелудочной железы, паразитовидных желез).

Стероидные гормоны (гормоны коркового слоя надпочечников, половые гормоны). Понятие о гормоноидах. Простагландины.

Гормональная регуляция метаболизма, процессов роста и развития.

#### **5. Обмен углеводов**

Переваривание углеводов в желудочно-кишечном тракте и их всасывание. Особенности превращения углеводов корма у разных видов животных при участии микрофлоры желудочно-кишечного тракта. Содержание глюкозы в крови сельскохозяйственных животных, птиц, рыб.

Основные метаболические пути промежуточного обмена углеводов. Анаэробный распад углеводов. Гликолиз. Гликогенолиз. Субстратное фосфорилирование и энергетический баланс гликолиза и гликогенолиза. Аэробное окисление углеводов. Окислительное декарбоксилирование пировиноградной кислоты, превращение ацетил-КоА в цикле трикарбоновых кислот. Энергетический баланс окисления глюкозы в аэробных условиях.

Представление о пентозофосфатном пути окисления и его биологическая роль. Никотинамидные коферменты – источник восстановительных эквивалентов в клетке.

Глюконеогенез. Представление о метилмалонатном пути и его роли для жвачных животных. Биосинтез гликогена (гликогенез). Роль печени в обмене углеводов. Гликогенная функция печени.

Взаимосвязь обмена углеводов с другими обменами. Регуляция обмена углеводов. Нарушения углеводного обмена. Гипо- и гипергликемия.

## **6. Обмен липидов**

Переваривание и всасывание липидов. Значение желчных кислот в процессах переваривания липидов и всасывания жирных кислот. Особенности обмена липидов у жвачных животных.

Промежуточный обмен липидов. Внутриклеточный липолиз. Окисление глицерина. Активирование и транспорт жирных кислот в митохондриях. Окисление насыщенных кислот с четным числом углеродных атомов. Особенности окисления жирных кислот с нечетным числом углеродных атомов, ненасыщенных жирных кислот. Энергетический баланс окисления жирных кислот.

Биосинтез липидов. Биосинтез жирных кислот, триацилглицеринов и фосфолипидов. Обмен холестерина.

Кетоновые тела. Образование, биологическое значение и особенности метаболизма кетоновых тел у жвачных животных. Биохимические механизмы возникновения кетоза. Кетонемия, кетонурия. Роль печени в липидном обмене. Взаимосвязь обмена липидов с обменом углеводов и белков. Регуляция и нарушения липидного обмена.

## **7. Обмен белков и аминокислот**

Общая характеристика обмена белков как центрального обмена в метаболизме клетки. Пути формирования и использования фонда аминокислот в организме. Баланс азота и его разновидности, белковый минимум.

Переваривание и всасывание белков. Протеолитические ферменты. Особенности переваривания белков у новорожденных животных. Особенности превращения белков и азотсодержащих соединений у жвачных животных. Процесс гниения белков в толстом отделе кишечника и механизмы обезвреживания токсических продуктов.

Биосинтез белка. Общие принципы матричного биосинтеза. Основные этапы синтеза белка. Посттрансляционная модификация белков.

Регуляции биосинтеза белка. Особенности обмена хромопротеинов. Гемоглобин.

Метаболизм аминокислот. Биосинтез заменимых аминокислот. Катаболизм аминокислот. Дезаминирование аминокислот (восстановительное, гидролитическое, внутримолекулярное, окислительное). Трансаминирование и его биологическая роль. Декарбоксилирование аминокислот и роль биогенных аминов в организме животных.

Токсичность аммиака и пути его нейтрализации. Биосинтез мочевины как основной путь нейтрализации аммиака. Роль печени в обмене белков.

Пути превращения безазотистых углеродных остатков аминокислот. Понятие о гликогенных и кетогенных аминокислотах. Взаимосвязь обмена аминокислот и белков с другими обменами.

## **8. Обмен нуклеиновых кислот**

Ферментативный гидролиз нуклеопротеидов. Всасывание и использование организмом продуктов гидролиза. Биосинтез пуриновых и пиримидиновых оснований. Соединения, выступающие донорами атомов углерода и азота при биосинтезе азотистых оснований. Продукты окисления азотистых оснований в организме различных видов животных и рыб. Нарушения обмена азотистых оснований и их проявления.

## **9. Обмен воды и минеральных веществ**

Содержание, распределение, состояние воды в организме и ее роль в обмене веществ.

Электролитный состав жидкостей организма. Кислотно-основное равновесие и механизмы его регуляции. Нарушения кислотно-основного равновесия. Регуляция водно-солевого обмена.

Макро- (калий, натрий, кальций, магний, фосфор, сера) и микроэлементы (железо, кобальт, йод, селен, марганец, цинк), их биологическая роль, участие в обмене веществ. Биогеохимические провинции и эндемии. Применение макро- и микроэлементов в животноводстве и промышленном рыбоводстве.

## **10. Биохимия отдельных органов и тканей**

Кровь. Общая характеристика. Химический состав. Особенности метаболизма в форменных элементах. Возрастные и видовые особенности химического состава крови в норме и при патологии.

Мышечная ткань. Общая характеристика. Органические вещества мышц: белки, углеводы, липиды, небелковые азотсодержащие и безазотистые вещества. Белки саркоплазмы и миофибрилл, их свойства и биологическая роль. Особенности обмена белков, углеводов, липидов в мышечной ткани. Биохимические основы механизма сокращения мышц. Макроэргические соединения, обеспечивающие сократительную функцию мышц и механизмы их восстановления. Атрофия, дистрофия.

Нервная ткань. Химический состав. Особенности обмена веществ в нервной ткани. Функциональная связь между состоянием нервной ткани и ее метаболизмом. Химизм передачи нервного импульса. Медиаторы.

Почечная ткань. Особенности обмена веществ в почечной ткани. Моча, общая характеристика, физические свойства. Химический состав мочи. Органические и неорганические вещества мочи в норме и при патологии.

## **11. Биохимические основы продуктивности сельскохозяйственных животных, птиц и рыб**

Состав и пищевая ценность мяса различных видов животных. Особенности обмена веществ в мышце. Биохимические изменения в мышце после убоя. Окочение. Биохимические основы процесса созревания мяса.

Особенности обмена веществ в молочной железе. Состав и физико-химические свойства молока и молозива у разных видов животных. Биохимические основы биосинтеза белков, липидов, углеводов молока.

Особенности обмена веществ у птиц. Биохимия яйца и яичной продуктивности.

Особенности биосинтеза основных компонентов яйца.

Химический состав волосяного покрова. Белки шерсти. Кератин. Изменения химического состава волоса при нарушении метаболизма и при хранении.

Особенности обмена веществ у рыб. Химический состав рыб. Особенности биосинтеза основных компонентов.

## 2. КРАТКИЙ ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ МАТЕРИАЛ ПО ИЗУЧЕНИЮ ОТДЕЛЬНЫХ ТЕМ

### Органическая химия

#### 1. Теоретические основы органической химии

**Органическая химия** – это раздел химической науки, в котором изучаются соединения углерода: их строение, свойства, способы получения и практического использования.

Соединения, в состав которых входит углерод, называются **органическими**. Кроме углерода, они почти всегда содержат водород, довольно часто – кислород, азот и галогены, реже – фосфор, серу и другие элементы. Благодаря особым свойствам элемента углерода, органические соединения очень многочисленны. Сейчас известно свыше 20 миллионов синтетических и природных органических веществ, и их число постоянно возрастает. Сырьевыми источниками органических веществ являются нефть, природный газ, попутные нефтяные газы, каменный и бурый угли, горючие сланцы, торф, древесина и сельскохозяйственные растения.

Природные органические вещества и их превращения лежат в основе явлений жизни. Поэтому органическая химия является химическим фундаментом биологической химии и молекулярной биологии – наук, изучающих процессы, происходящие в клетках организмов на молекулярном уровне. Исследования в этой области позволяют глубже понять суть явлений живой природы.

Многочисленность и разнообразие органических соединений требуют особого внимания к их классификации. В основу этой классификации положены два главных структурных признака молекул:

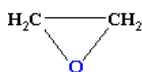
- строение углеродной цепи;
- наличие и природа функциональной группы.

*Углеродная цепь* (углеродный скелет молекулы) – последовательность химически связанных между собой атомов углерода. *Функциональная группа* – атом или группа атомов, определяющие химические свойства соединения и его принадлежность к конкретному классу.

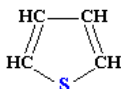
В зависимости от строения углеродной цепи органические соединения делят на ациклические и циклические.

Гетероциклические соединения содержат в цикле, кроме атомов углерода, один или несколько атомов других элементов – гетероатомов (от греч. heteros – другой, иной): кислород, азот, серу и др.

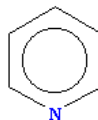
### Гетероциклические соединения



Этиленоксид  
(эпоксид)



Тиофен



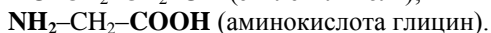
Пиридин

Соединения, в состав которых входят только углерод и водород, называются *углеводородами*. Другие, более многочисленные органические соединения можно рассматривать как производные углеводородов, которые образуются при введении в углеводороды функциональных групп, содержащих другие элементы. В зависимости от природы функциональных групп органические соединения делят на классы. Некоторые наиболее характерные функциональные группы и соответствующие им классы соединений приведены в табл. 1.

Таблица 1. Важнейшие функциональные группы

Функциональная группа		Класс соединения
Обозначение	Название	
-F, -Cl, -Br, -I	Галоген	Галогенопроизводные углеводородов
-OH	Гидроксил	Спирты, фенолы
>C=O	Карбонил	Альдегиды, кетоны
-COOH	Карбоксил	Карбоновые кислоты
-NH <sub>2</sub> , >NH, >N-	Аминогруппа	Амины
-NO <sub>2</sub>	Нитрогруппа	Нитросоединения
-SO <sub>3</sub> H	Сульфогруппа	Сульфокислоты

В состав молекул органических соединений могут входить две или более одинаковых или различных функциональных групп. Например:



Все классы органических соединений взаимосвязаны. Переход от одних классов соединений к другим осуществляется в основном за счет превращения функциональных групп без изменения углеродного скелета. Соединения каждого класса составляют гомологический ряд. В каждом гомологическом ряду последующий член ряда отличается от предыдущего на группу  $-CH_2-$  (гомологическая разница). Все члены одного гомологического ряда имеют сходное строение и близкие химические свойства.

Многие органические реакции являются сложными и идут в несколько элементарных стадий (последовательных или параллельных). Общая скорость сложной химической реакции определяется скоростью ее наиболее медленной (лимитирующей) стадии. Лимитирующей является стадия с более высокой энергией активации  $E_a'$ . В случае сложных реакций на некоторых стадиях образуются нестабильные промежуточные частицы – органические ионы или свободные радикалы. Их относительная устойчивость и, следовательно, вероятность образования растут с увеличением возможности делокализации (распределения) заряда в ионе или неспаренного электрона в радикале.

Классификацию органических реакций проводят на основе общих для всех реакций признаков: строение и состав исходных и конечных продуктов; изменение степеней окисления реагирующих частиц; тепловой эффект реакции; ее обратимость и т. п. Наиболее часто органические реакции классифицируют по следующим признакам:

по конечному результату реакции (на основе сопоставления строения исходных и конечных продуктов);

по минимальному числу частиц, участвующих в элементарной реакции;

по механизму разрыва ковалентных связей в реагирующих молекулах.

Тип многостадийных реакций определяют по самой медленной (лимитирующей) стадии. Различные способы классификации часто сочетаются друг с другом.

В основе этой классификации лежит сопоставление числа, состава и строения исходных и конечных продуктов по уравнению реакции. В соответствии с конечным результатом различают следующие типы органических реакций:

- замещение;
- присоединение;
- отщепление (элиминирование);

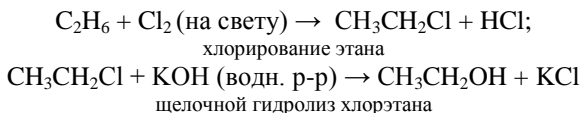
- изомеризация (перегруппировка);
- разложение.

Если процесс сопровождается изменением степени окисления атома углерода в органическом соединении, то выделяют также реакции окисления и восстановления. Окисление и восстановление органических веществ может проходить по какому-либо из названных выше типов реакций.

### *Реакции замещения*

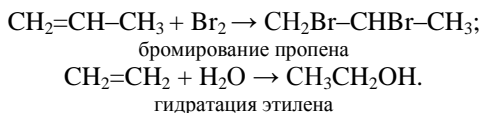
Атом или атомная группировка в молекуле органического соединения замещается на другой атом (или атомную группировку):  $AB + C \rightarrow AC + B$

Реакции этого типа можно рассматривать как реакции обмена, но в органической химии предпочтительней термин «замещение», поскольку в обмене участвует (замещается) лишь меньшая часть органической молекулы. Примеры:



### *Реакции присоединения*

В реакциях присоединения молекула органического соединения и молекула простого или сложного вещества соединяются в новую молекулу, при этом другие продукты реакции не образуются:  $A + B \rightarrow C$ .  
Примеры:



К реакциям присоединения относятся также реакции полимеризации:  $n A \rightarrow A_n$ .

Например, образование полиэтилена:  $n CH_2=CH_2 \rightarrow (-CH_2-CH_2-)_n$ .

### *Реакции отщепления*

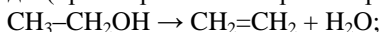
В реакции отщепления (элиминирования) происходит отрыв атомов или атомных групп от молекулы исходного вещества при сохранении ее углеродного скелета:  $A \rightarrow B + C$ . Например:

отщепление хлороводорода (при действии на хлоралкан спиртовым раствором щелочи):



дегидрохлорирование хлорэтана

отщепление воды (при нагревании спирта с серной кислотой):



дегидратация этанола

отщепление водорода от алкана (в присутствии катализатора):

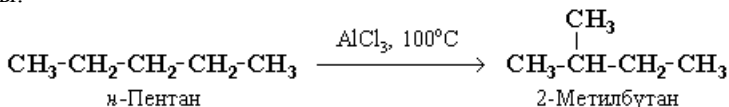


дегидрирование этана

### *Реакции изомеризации или перегруппировки*

В органическом соединении происходит переход (миграция) отдельных атомов или групп атомов от одного участка молекулы к другому без изменения ее качественного и количественного состава:  $A \rightarrow B$ .

В этом случае исходное вещество и продукт реакции являются изомерами (структурными или пространственными). Например, в результате перегруппировки может изменяться углеродный скелет молекулы:



### *Реакции разложения*

В результате реакции разложения из молекулы сложного органического вещества образуется несколько менее сложных или простых веществ:  $A \rightarrow B + C + \dots$

К этому типу реакций относится процесс крекинга – расщепление углеродного скелета крупных молекул при нагревании и в присутствии катализаторов:  $\text{C}_n\text{H}_{2n+2} \rightarrow \text{C}_m\text{H}_{2m+2} + \text{C}_p\text{H}_{2p}$  ( $n = m + p$ ).

Например:  $\text{C}_{10}\text{H}_{22} \rightarrow \text{C}_5\text{H}_{12} + \text{C}_5\text{H}_{10}$ .

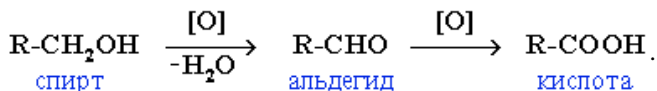
Реакции разложения при высокой температуре называют пиролизом, например:  $\text{CH}_4 \rightarrow \text{C} + 2\text{H}_2$ , пиролиз метана (1000 °С).

### *Реакции окисления и восстановления*

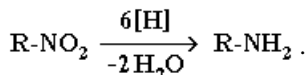
Окислительно-восстановительные реакции – реакции, в ходе которых меняется степень окисления атомов, входящих в молекулу. Для органических реакций этого типа применимы те же законы, что и для неорганических. Отличием является то, что в органической химии окислительно-восстановительные процессы рассматриваются прежде всего по отношению к органическому веществу и связываются с изменением степени окисления углерода, являющегося реакционным центром молекулы. Эти реакции могут проходить по типу реакций присоединения, отщепления, замещения и т. п. Если атом углерода в органической молекуле окисляется (отдает электроны более электроотрицательному атому), то этот процесс относят к реакциям окисления, так как продукт восстановления окислителя (обычно неорганическое вещество) не является конечной целью данной реакции. И наоборот, реакцией восстановления считают процесс восстановления атома углерода в органическом веществе.

Часто в органической химии ограничиваются рассмотрением реакций окисления и восстановления как реакций, связанных с потерей и приобретением атомов водорода и кислорода.

Вещество окисляется, если оно теряет атомы Н и (или) приобретает атомы О. Кислородсодержащий окислитель обозначают символом [O]:



Вещество восстанавливается, если оно приобретает атомы Н и (или) теряет атомы О. Восстановитель обозначают символом [H]:



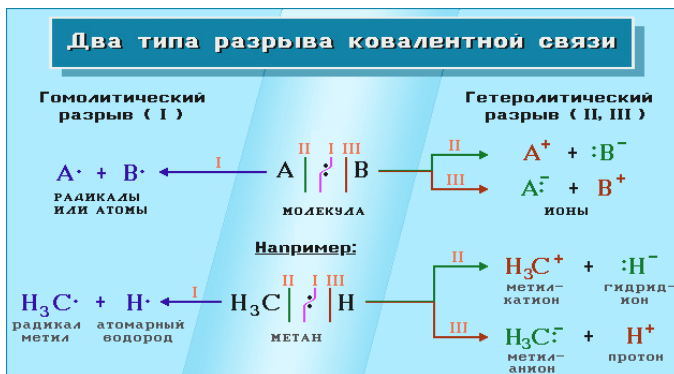
Степень окисления углерода в его соединениях изменяется в диапазоне от -4 (например, в метане  $\text{CH}_4$ ) до +4 (в  $\text{CO}_2$ ). В органических соединениях атомы углерода в одной и той же молекуле могут иметь разные степени окисления:  $^{-3}\text{CH}_3$ – $^{-1}\text{CH}_2$ –ОН.

## Классификация реакций по механизму разрыва связей

В зависимости от способа разрыва ковалентной связи в реагирующей молекуле органические реакции подразделяются на радикальные и ионные. Ионные реакции, в свою очередь, делятся по характеру реагента, действующего на молекулу, на электрофильные и нуклеофильные. Разрыв ковалентной связи может происходить двумя способами, обратными механизмам ее образования.

Разрыв связи, при котором каждый атом получает по одному электрону из общей пары, называется **гомолитическим**. В результате гомолитического разрыва образуются сходные по электронному строению частицы, каждая из которых имеет неспаренный электрон. Такие частицы называются *свободными радикалами*.

Если при разрыве связи общая электронная пара остается у одного атома, то такой разрыв называется **гетеролитическим**. В результате образуются разноименно заряженные ионы – катион и анион. Если заряд иона сосредоточен на атоме углерода, то катион называют *карбокатионом*, а анион – *карбанионом*.



Гомолитический разрыв более характерен для неполярных и слабополярных связей, а гетеролитический – для полярных.

Углеводороды – органические соединения, в состав которых входят только два элемента: углерод и водород. Например:  $CH_4$ ,  $C_2H_6$ ,  $C_3H_8$ ,  $C_6H_6$ ,  $C_8H_{10}$  и т. п. В общем виде –  $C_xH_y$ . Углеводороды имеют важное научное и практическое значение. Во-первых, представления о строении и свойствах этих веществ служат основой для изучения органических соединений других классов, так как молекулы любых органиче-

ских веществ содержат углеводородные фрагменты. Во-вторых, знание свойств углеводородов позволяет понять исключительную ценность этих соединений как исходного сырья для синтеза самых разнообразных органических веществ, широко используемых человеком.

Углеводороды содержатся в земной коре в составе нефти, каменно-го и бурого углей, природного и попутного газов, сланцев и торфа. Запасы этих полезных ископаемых на Земле не безграничны. Однако до настоящего времени они расходуются главным образом в качестве топлива (двигатели внутреннего сгорания, тепловые электростанции, котельные) и лишь незначительная часть используется как сырье в химической промышленности.

**Алканы**, имея общую формулу  $C_nH_{2n+2}$ , представляют собой ряд родственных соединений с однотипной структурой, в котором каждый последующий член отличается от предыдущего на постоянную группу атомов ( $-CH_2-$ ). Суффикс *-ан* является характерным для названия всех алканов.

Характерной особенностью алканов (предельные углеводороды, парафины) является то, что они имеют открытые цепи и атомы углерода в их молекуле связаны между собой только  $\sigma$ -связями.

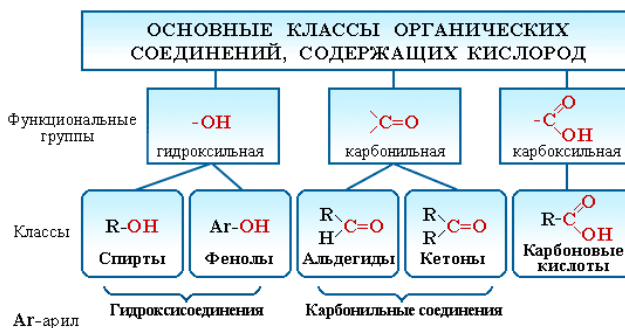
Первые углеводороды их гомологического ряда получили случайные названия (исторические, тривиальные):  $CH_4$  – метан;  $CH_3-CH_3$  или  $C_2H_6$  – этан;  $CH_3-CH_2-CH_3$  или  $C_3H_8$  – пропан;  $CH_3-(CH_2)_2-CH_3$  или  $C_4H_{10}$  – бутан. В основу названий следующих неразветвленных гомологов были положены греческие числительные, соответствующие числу атомов углерода, и суффикс *-ан*. Гомологический ряд алканов легко составить, прибавляя каждый раз к предыдущей цепочке группу  $-CH_2-$ :  $C_5H_{12}$  – пентан;  $C_6H_{14}$  – гексан;  $C_7H_{16}$  – гептан,  $C_8H_{18}$  – октан;  $C_9H_{20}$  – нонан;  $C_{10}H_{22}$  – декан и т. д.

Гомологи отличаются молекулярной массой и, следовательно, физическими характеристиками. С увеличением числа углеродных атомов в молекуле алкана (с ростом молекулярной массы) в гомологическом ряду наблюдается закономерное изменение физических свойств гомологов (переход количества в качество): повышаются температуры кипения и плавления, увеличивается плотность. Алканы от  $CH_4$  до  $C_4H_{10}$  – газы, от  $C_5H_{12}$  до  $C_{17}H_{36}$  – жидкости, далее – твердые вещества.

Если от молекулы предельного углеводорода отнять атом водорода, то остаток называется алкильным радикалом  $R^*$ :  $CH_3-$  – метил;  $C_2H_5-$  – этил и т. д.

## 2. Общие закономерности строения и реакционной способности кислородсодержащих органических соединений

Существует огромное число органических соединений, в состав которых наряду с углеродом и водородом входит кислород. Атом кислорода содержится в различных функциональных группах, определяющих принадлежность соединения к конкретному классу.



Соединения каждого класса образуют различные производные. Например, к производным спиртов относятся простые эфиры  $ROR'$ , к производным карбоновых кислот – сложные эфиры  $RCOOR'$ , амиды  $RCONH_2$ , ангидриды  $(RCO)_2O$ , хлорангидриды  $RCOCl$  и т. д.

Кроме того, большую группу составляют гетерофункциональные соединения, содержащие различные функциональные группы:

- гидроксиальдегиды  $HO-R-CHO$ ;
- гидроксикетоны  $HO-R-CO-R'$ ;
- гидроксикислоты  $HO-R-COOH$  и т. п.

**Спирты** – соединения алифатического ряда, содержащие одну или несколько гидроксильных групп. Общая формула спиртов с одной гидроксигруппой –  $R-OH$ . Спирты классифицируют по различным структурным признакам.

По числу гидроксильных групп спирты подразделяются на одноатомные (одна группа  $-OH$ ), многоатомные (две и более групп  $-OH$ ).

Современное название многоатомных спиртов – полиолы (диолы, триолы и т. д.).

Примеры:

двухатомный спирт –  $HO-CH_2-CH_2-OH$  этиленгликоль (этандиол);

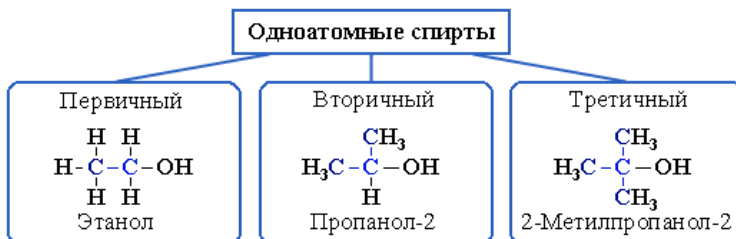
трехатомный спирт –  $\text{HO}-\text{CH}_2-\text{CH}(\text{OH})-\text{CH}_2-\text{OH}$  глицерин (пропантриол-1,2,3).

В зависимости от того, с каким атомом углерода (первичным, вторичным или третичным) связана гидроксигруппа, различают спирты:

первичные  $\text{R}-\text{CH}_2-\text{OH}$ ,

вторичные  $\text{R}_2\text{CH}-\text{OH}$ ,

третичные  $\text{R}_3\text{C}-\text{OH}$ .



В многоатомных спиртах различают первично-, вторично- и третичноспиртовые группы. Например, молекула трехатомного спирта глицерина содержит две первичноспиртовые ( $\text{HO}-\text{CH}_2-$ ) и одну вторичноспиртовую ( $-\text{CH}(\text{OH})-$ ) группы.

По строению радикалов, связанных с атомом кислорода, спирты подразделяются следующим образом:

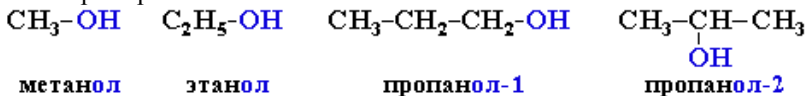
предельные, или алканола (например,  $\text{CH}_3\text{CH}_2-\text{OH}$ );

непредельные, или алкенола ( $\text{CH}_2=\text{CH}-\text{CH}_2-\text{OH}$ );

ароматические ( $\text{C}_6\text{H}_5\text{CH}_2-\text{OH}$ ).

Систематические названия даются по названию углеводорода с добавлением суффикса *-ол* и цифры, указывающей положение гидроксигруппы (если это необходимо).

Например:

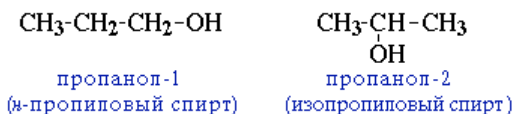


Нумерация ведется от ближайшего к  $\text{OH}$ -группе конца цепи. Цифра, отражающая местоположение  $\text{OH}$ -группы, в русском языке обычно ставится после суффикса *-ол*. Это разгружает словесную часть названия от цифр (например, 2-метилбутанол-1). В англоязычной литературе цифру ставят перед названием главной цепи: 2-метил-1-бутанол.

Правила IUPAC разрешают учитывать особенности национального языка. По другому способу (радикально-функциональная номенклатура) названия спиртов производят от названий радикалов с добавлением слова «спирт». В соответствии с этим способом приведенные выше соединения называют: метиловый спирт, этиловый спирт, n-пропиловый спирт, изопропиловый спирт. В названиях многоатомных спиртов (полиолов) положение и число гидроксильных групп указывают соответствующими цифрами и суффиксами *-диол* (две OH-группы), *-триол* (три OH-группы) и т. д. Например:



Для спиртов характерна структурная изомерия: изомерия положения OH-группы (начиная с C<sub>3</sub>):



углеродного скелета (начиная с C<sub>4</sub>); например, формуле C<sub>4</sub>H<sub>9</sub>OH соответствует 4 структурных изомера:



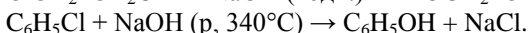
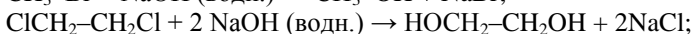
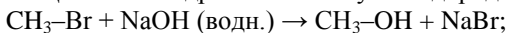
межклассовая изомерия с простыми эфирами (например, этиловый спирт CH<sub>3</sub>CH<sub>2</sub>-OH и диметиловый эфир CH<sub>3</sub>-O-CH<sub>3</sub>).

**Фенолы** – гидроксисоединения, в молекулах которых OH-группы связаны непосредственно с бензольным ядром.



### Получение спиртов и фенолов

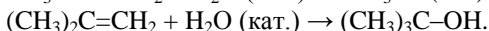
1. Щелочной гидролиз галогенуглеводородов:



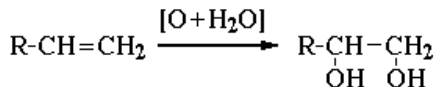
2. Гидратация алкенов:



Присоединение воды к несимметричным алкенам идет по правилу Марковникова с образованием вторичных и третичных спиртов:



3. Гликоли получают окислением алкенов щелочным раствором  $\text{KMnO}_4$ :



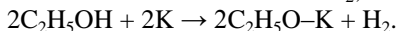
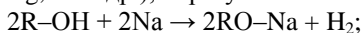
4. Кумольный способ получения фенола. Преимущества метода: безотходная технология (выход полезных продуктов более 99 %) и экономичность. В настоящее время кумольный способ используется как основной в мировом производстве фенола:



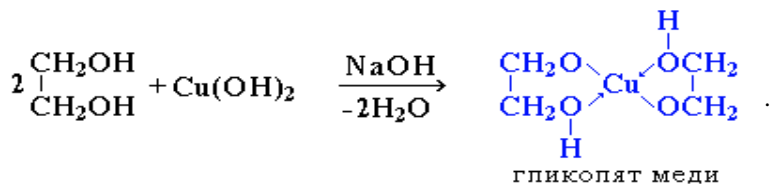
## Химические свойства спиртов и фенолов

*Реакции по связи О–Н.* Легкость этих реакций и строение образующихся продуктов зависят от строения углеводородного радикала и взаимного влияния атомов. Реакционная способность одноатомных спиртов в реакциях по связи О–Н:  $\text{CH}_3\text{OH} >$  первичные  $>$  вторичные  $>$  третичные. К наиболее характерным реакциям гидроксисоединений, идущим с разрывом связи О–Н, относятся:

реакции замещения атома водорода на металл (кислотные свойства) – одноатомные спирты реагируют с активными металлами (Na, K, Mg, Al и др.), образуя соли – алкоголяты:



Многоатомные спирты с OH-группами у соседних атомов углерода (этиленгликоль, глицерин и т. п.) являются более сильными кислотами, чем одноатомные спирты. Такие спирты, в отличие от одноатомных, взаимодействуют с раствором гидроксида меди(II) в присутствии щелочи, образуя комплексные соединения, окрашивающие раствор в ярко-синий цвет (качественная реакция):



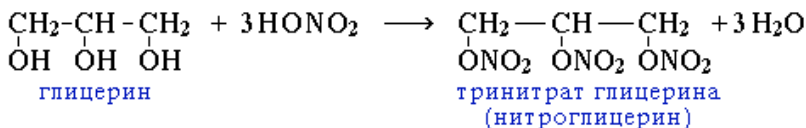
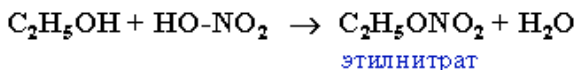
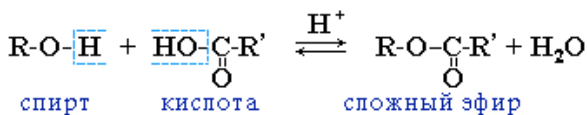
Фенолы являются более сильными кислотами, чем спирты и вода, так как за счет участия неподеленной электронной пары кислорода в сопряжении с  $\pi$ -электронной системой бензольного кольца полярность связи О–Н увеличивается.

Фенолы реагируют с гидроксидами щелочных и щелочноземельных металлов, образуя соли – феноляты:  $\text{C}_6\text{H}_5\text{OH} + \text{NaOH} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_5\text{ONa} + \text{H}_2\text{O}$ .

Для обнаружения фенолов используется качественная реакция с хлоридом железа(III). Одноатомные фенолы дают устойчивое сине-фиолетовое окрашивание, что связано с образованием комплексных соединений железа.

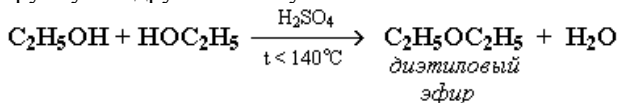
*Реакции замещения атома водорода на остаток кислоты (образование сложных эфиров).* Спирты вступают в реакции с минеральными

и органическими кислотами, образуя сложные эфиры. Реакция обратима (обратный процесс – гидролиз сложных эфиров).

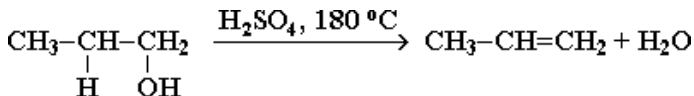


Реакционная способность одноатомных спиртов в этих реакциях убывает от первичных к третичным. Фенолы не образуют сложные эфиры в реакциях с кислотами.

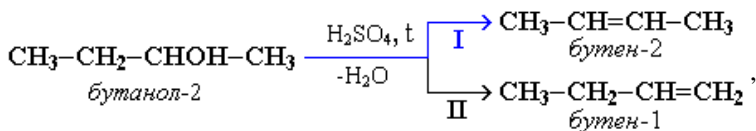
При межмолекулярной дегидратации спиртов также происходит нуклеофильное замещение: OH-группа в одной молекуле спирта замещается на группу OR другой молекулы:



*Реакции отщепления водорода при окислении и дегидрировании. Реакции дегидратации спиртов.* Отщепление воды от молекул спирта (дегидратация спиртов) в зависимости от условий происходит как внутримолекулярная или межмолекулярная реакция. Внутримолекулярная дегидратация спиртов с образованием алкенов идет в присутствии концентрированной серной кислоты при повышенной температуре:

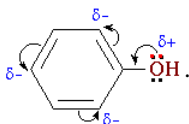


В тех случаях, когда возможны два направления реакции, например:



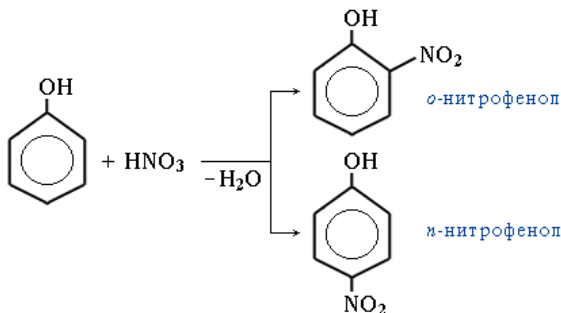
дегидратация идет преимущественно в направлении I, т. е. по правилу Зайцева – с образованием более замещенного алкена (водород отщепляется от менее гидрогенизированного атома углерода).

Взаимное влияние атомов в молекуле фенола проявляется не только в особенностях поведения гидроксигруппы, но и в большей реакционной способности бензольного ядра. Гидроксильная группа повышает электронную плотность в бензольном кольце, особенно в орто- и пара-положениях:

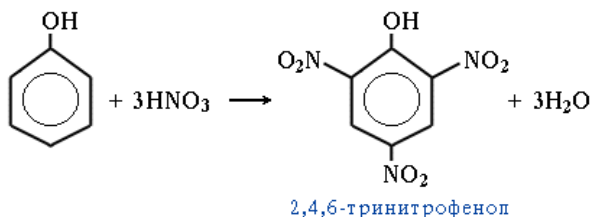


Поэтому фенол значительно активнее бензола вступает в реакции замещения в ароматическом кольце.

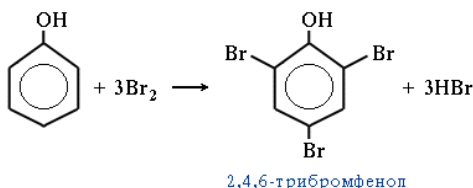
*Нитрование.* Под действием 20%-ной азотной кислоты  $\text{HNO}_3$  фенол легко превращается в смесь орто- и пара-нитрофенолов:



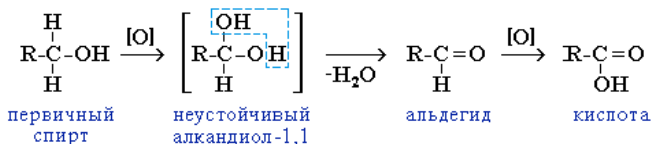
При использовании концентрированной  $\text{HNO}_3$  образуется 2,4,6-тринитрофенол (пикриновая кислота):



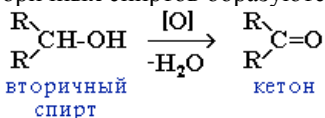
*Галогенирование.* Фенол легко при комнатной температуре взаимодействует с бромной водой с образованием белого осадка 2,4,6-tribромфенола (качественная реакция на фенол):



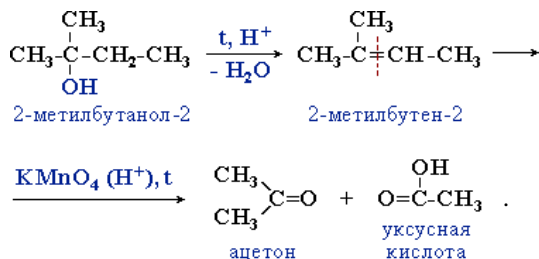
*Реакции окисления.* Окислители –  $\text{KMnO}_4$ ,  $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7 + \text{H}_2\text{SO}_4$ ,  $\text{O}_2$  + катализатор. Легкость окисления спиртов уменьшается в ряду: первичные  $\geq$  вторичные  $\gg$  третичные. Первичные спирты при окислении образуют альдегиды, которые затем легко окисляются до карбоновых кислот:



При окислении вторичных спиртов образуются кетоны:

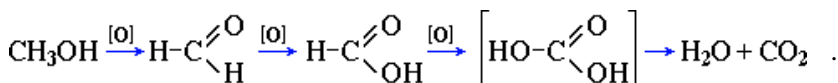


Третичные спирты более устойчивы к действию окислителей. Они окисляются только в жестких условиях (кислая среда, повышенная температура), что приводит к разрушению углеродного скелета молекулы и образованию смеси продуктов (карбоновых кислот и кетонов с меньшей молекулярной массой). Процесс идет через стадию дегидратации спирта с последующим деструктивным (жестким) окислением алкена. Например:



Предельное окисление гидроксисоединений до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  происходит при их горении, например:  $2\text{CH}_3\text{OH} + 3\text{O}_2 \rightarrow 2\text{CO}_2 + 4\text{H}_2\text{O}$ .

Полное окисление метанола идет по схеме:



При сгорании спиртов выделяется большое количество тепла.



Благодаря высокой экзотермичности реакции горения этанола он считается перспективным и экологически чистым заменителем бензинового топлива в двигателях внутреннего сгорания. В лабораторной практике этанол применяется как горючее для спиртовок.

**Альдегиды.** Систематические названия альдегидов строят по названию соответствующего углеводорода с добавлением суффикса *-аль*. Нумерацию цепи начинают с карбонильного атома углерода. Тривиальные названия производят от тривиальных названий тех кислот, в которые альдегиды превращаются при окислении:

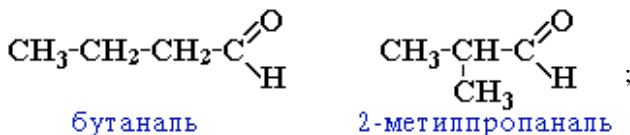
$\text{H}_2\text{C}=\text{O}$  метаналь, муравьиный альдегид (формальдегид);

$\text{CH}_3\text{CH}=\text{O}$  этаналь, уксусный альдегид (ацетальдегид).

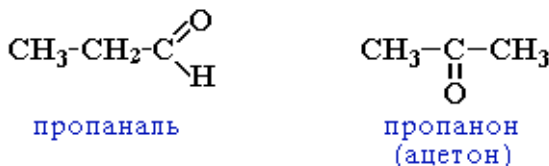
Систематические названия кетонов несложного строения производят от названий радикалов (в порядке увеличения) с добавлением слова *кетон* (радикально-функциональная номенклатура ИЮПАК).

В более общем случае название кетона строится по названию соответствующего углеводорода и суффикса *-он*; нумерацию цепи начинают от конца цепи, ближайшего к карбонильной группе (заместительная номенклатура ИЮПАК). Примеры:  $\text{CH}_3-\text{CO}-\text{CH}_3$  – диметилкетон, пропанон (ацетон);  $\text{CH}_3\text{CH}_2\text{CH}_2-\text{CO}-\text{CH}_3$  – метилпропилкетон, пентанон-2.

Для альдегидов и кетонов характерна структурная изомерия.  
 Изомерия альдегидов: изомерия углеродного скелета, начиная с C<sub>4</sub>:

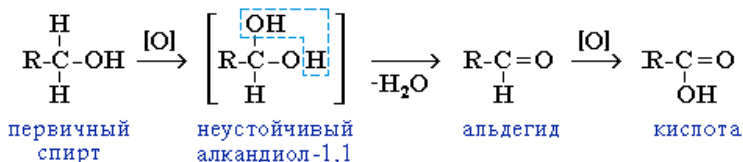


межклассовая изомерия с кетонами, начиная с C<sub>3</sub>:

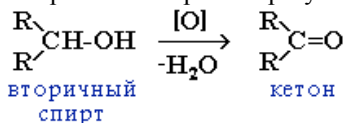


### Получение альдегидов и кетонов

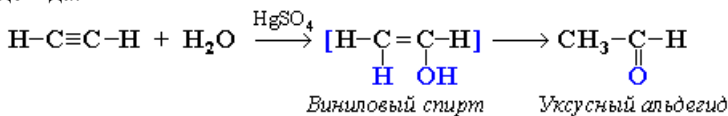
*Окисление спиртов.* Первичные спирты при окислении образуют альдегиды, которые затем легко окисляются до карбоновых кислот:



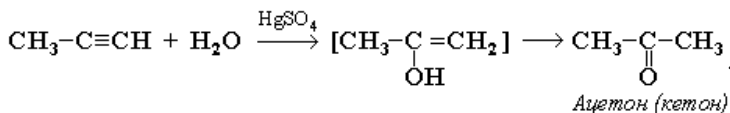
При окислении вторичных спиртов образуются кетоны:



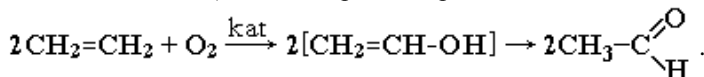
*Гидратация алкинов (реакция Кучерова).* Присоединение воды к ацетилену в присутствии солей ртути(II) приводит к образованию ацетальдегида:



Кетоны получают при гидратации других гомологов ряда алкинов:



Окисление алкенов (катализаторы – хлориды Pd и Cu):

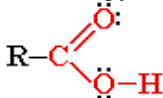


Этот способ более перспективен, чем гидратация алкинов, при которой используются токсичные ртутные катализаторы.

#### *Химические свойства альдегидов на примере формальдегида*

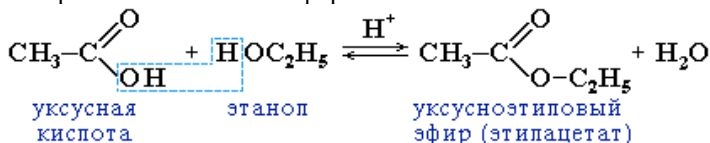
1. Восстановление:  $\text{HCOH} + \text{H}_2 \rightarrow \text{CH}_3\text{OH}$  метанол.
2. Присоединение HCN:  $\text{HCOH} + \text{HCN} \rightarrow \text{NC-CH}_2\text{OH}$  оксинитрил.
3. Присоединение гидросульфита натрия:  
 $\text{HCOH} + \text{NaHSO}_3 \rightarrow \text{NaO}_3\text{S-CH}_2\text{OH}$ .
4. Присоединение спиртов:  
 $\text{HCOH} + 2\text{HOCH}_3 \rightarrow \text{H}_2\text{O} + \text{H}_3\text{C-O-CH}_2\text{-O-CH}_3$  диметилацеталь.
5. Тримеризация:  $3\text{HCOH} \rightarrow \text{C}_3\text{H}_6\text{O}_3$  триоксиметилен.
6. Окисление – реакция «серебряного зеркала»:  
 $\text{HCOH} + \text{Ag}_2\text{O} \rightarrow \text{HCOOH} + 2\text{Ag}$ .
7. С гидроксиламином:  $\text{HCOH} + \text{HONH}_2 \rightarrow \text{H-CH=N-OH} + \text{H}_2\text{O}$   
оксим.
8. С гидразином:  $\text{HCOH} + \text{NH}_2\text{-NH}_2 \rightarrow \text{H-CH=N-NH}_2 + \text{H}_2\text{O}$   
гидразон.
9. С пятихлористым фосфором:  $\text{HCOH} + \text{PCl}_5 \rightarrow \text{H-CHCl}_2 + \text{POCl}_3$ .

**Карбоновые кислоты** – органические соединения, содержащие одну или несколько карбоксильных групп – COOH. Карбоксильная группа содержит две функциональные группы – карбонил  $>\text{C}=\text{O}$  и гидроксил  $-\text{OH}$ , непосредственно связанные друг с другом:



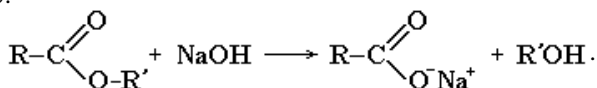


3. Образование сложных эфиров R<sup>1</sup>-COOR<sup>2</sup>:



Реакция образования сложного эфира из кислоты и спирта называется реакцией этерификации (от лат. *ether* – эфир). Катализаторами являются минеральные кислоты. 3.

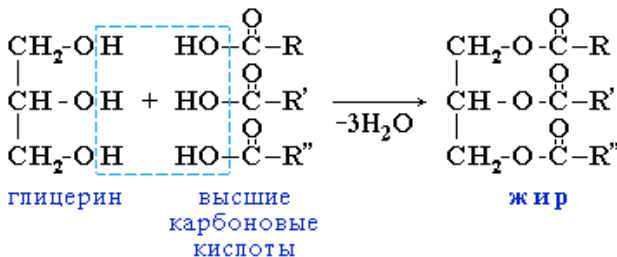
4. Обратный процесс – расщепление сложного эфира при действии воды с образованием карбоновой кислоты и спирта – называют *гидролизом сложного эфира*. Гидролиз в присутствии щелочи протекает необратимо:



Эта реакция называется омылением сложного эфира.

### 3. Липиды

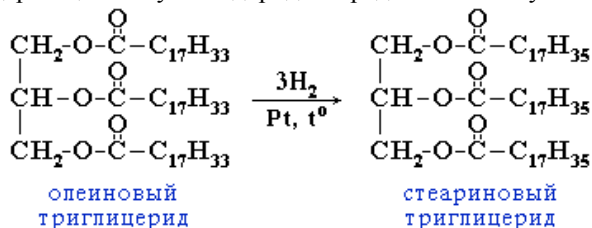
**Жиры** – сложные эфиры глицерина и высших одноосновных карбоновых кислот.



Общее название таких соединений – *триглицериды* или *триацилглицерины*, где *ацил* – остаток карбоновой кислоты –C(O)R. В состав природных триглицеридов входят остатки насыщенных кислот (пальмитиновой C<sub>15</sub>H<sub>31</sub>COOH, стеариновой C<sub>17</sub>H<sub>35</sub>COOH и др.) и ненасыщенных (олеиновой C<sub>17</sub>H<sub>33</sub>COOH, линолевой C<sub>17</sub>H<sub>31</sub>COOH, линоленовой C<sub>15</sub>H<sub>29</sub>COOH).

Жиры содержатся во всех растениях и животных. Животные жиры (бараний, свиной, говяжий и т. п.), как правило, являются твердыми веществами с невысокой температурой плавления (исключение – рыбий жир). Жиры состоят главным образом из триглицеридов предельных кислот. Растительные жиры – масла (подсолнечное, соевое, хлопковое и др.) – жидкости (исключение – кокосовое масло). В состав триглицеридов масел входят остатки непредельных кислот.

Жидкие жиры превращают в твердые путем реакции гидрогенизации (гидрирования). При этом водород присоединяется по двойной связи, содержащейся в углеводородном радикале молекул масел.

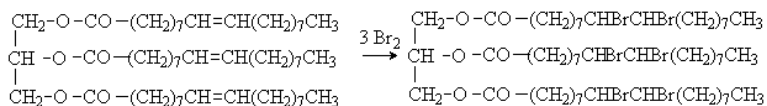


Продукт гидрогенизации масел – твердый жир (искусственное сало, саломас). Маргарин – пищевой жир, состоит из смеси гидрогенизированных масел (подсолнечного, кукурузного, хлопкового и др.), животных жиров, молока и вкусовых добавок (соли, сахара, витаминов и др.).

В связи с тем что твердых жиров не хватает для пищевых и технических целей, большое промышленное значение приобрела реакция каталитического гидрирования двойных связей в более дешевых жидких жирах. При этом жидкие ненасыщенные жиры переходят в твердые, так как становятся насыщенными. Процесс протекает в присутствии никелевого катализатора при температуре 160–200 °С и давлении водорода 2–15 атм. Получаемые продукты гидрирования называются *салолин* или *саломас*, они используются для изготовления маргарина путем их эмульгирования в молоке с добавками веществ, придающих маргарину вкус и запах сливочного масла.

По реакции переэтерификации получают смеси сложных эфиров жирных кислот, которые в отличие от самих кислот легко летучи и могут быть разделены путем перегонки или газожидкостной хроматографии. Далее путем гидролиза их превращают в индивидуальные карбоновые кислоты или используют в виде эфиров, например, в качестве лекарственных препаратов, восполняющих недостаток незаменимых жирных кислот в организме (лекарственный препарат линетол).

Триацилглицериды, содержащие остатки ненасыщенных жирных кислот, вступают в реакции присоединения по двойной связи:



Реакция присоединения галогенов используется для определения содержания остатков ненасыщенных кислот в жирах. Количественной характеристикой степени ненасыщенности жиров служит иодное число – количество иода (в граммах), которое могут поглотить 100 г жира. У животных жиров иодное число меньше 70, у растительных масел больше 70.

**Реакция окисления.** Жиры и масла, особенно содержащие ацильные остатки ненасыщенных жирных кислот, окисляются кислородом воздуха по свободнорадикальному механизму. Первыми продуктами окисления являются разнообразные по строению пероксиды и гидропероксиды. Эти нестойкие продукты превращаются во вторичные продукты окисления: спирты, альдегиды, кетоны и кислоты с углеродной цепочкой различной длины. Повышение температуры, влажности и воздействие света ускоряют процесс пероксидного окисления липидов. Накопление продуктов окисления в жирах и маслах приводит к снижению их пищевой ценности, а некоторые продукты окисления оказывают вредное воздействие на организм. Этот процесс называют **окислительным прогорканием**. Для предотвращения или замедления процесса окисления жиров к ним добавляют антиоксиданты на основе алкилзамещенных фенолов или гидрохинонов, которые, являясь восстановителями, служат ловушками для радикальных частиц активных форм кислорода.

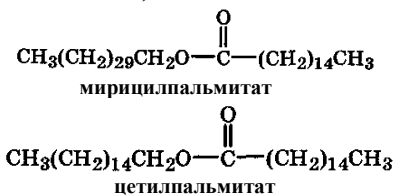
**Полимеризация масел.** Весьма важными с позиции образования защитных пленок являются реакции автоокисления, сопровождаемые полимеризацией масел. По этому признаку растительные масла делятся на три категории: высыхающие (иодное число более 150), полувысыхающие (90–150) и невысыхающие (ниже 90).

Основной характерной чертой высыхающих масел (льняное, тунговое) является высокое содержание в них ацильных остатков непредельных кислот с двумя или тремя двойными связями. Эти масла, содержащие СН<sub>2</sub>-группу между двумя двойными связями, очень легко образуют радикалы и, подвергаясь автоокислению, полимеризуются с образованием эластичных блестящих прочных пленок, нерастворимых в органических растворителях и устойчивых к внешним воздействиям.

На этом основано использование таких масел для приготовления лаков, красок и олифы. Полувысыхающими маслами являются подсолнечное и хлопковое, в которых содержание линолевой кислоты достигает 50 %, а невысыхающими – масла типа оливкового (линолевой кислоты не более 15–20 %).

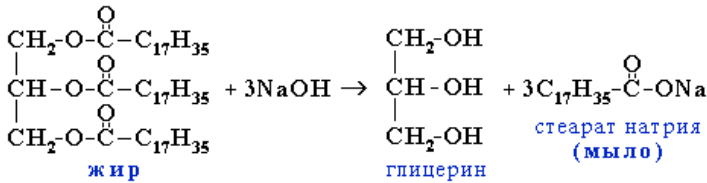
**Воски.** Природные воски – это сложные смеси эфиров одноатомных первичных высших прямоцепочечных алифатических спиртов и высших прямоцепочечных насыщенных и ненасыщенных одноосновных карбоновых кислот. Причем и кислоты, и спирты обычно содержат четное число углеродных атомов ( $C_{16}$ – $C_{36}$ ). Кроме того, воски всегда еще содержат свободные кислоты и спирты, а часто и высшие углеводороды. Сложные эфиры восков омылению подвергаются труднее, чем жиры. Они также растворимы в обычных растворителях для жиров. В воде воски нерастворимы. Температуры плавления большинства восков лежат в интервале 40–90 °С, и их можно формовать при нагревании.

Воски подразделяются на растительные и животные. У растений 80 % от всех липидов составляют воски. Растительные воски обычно содержат помимо эфиров с большой молекулярной массой еще и значительное количество насыщенных углеводородов. Примером животных восков служит пчелиный воск, содержащий кроме высших эфиров 15 % высших карбоновых кислот  $C_{16}$ – $C_{36}$  и 12–17 % высших углеводородов ( $C_{21}$ – $C_{35}$ ). Широкое применение находит содержащийся в черепной полости кашалота спермацет, главными компонентами которого являются *мирицилпальмитат* и *цетилпальмитат*:




Овечью шерсть покрывает ланолин, представляющий сложную смесь различных восков, кислот и спиртов.

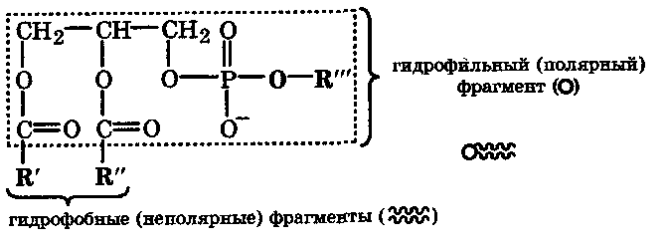
Жирам как сложным эфирам свойственна обратимая реакция гидролиза, катализируемая минеральными кислотами. При участии щелочей гидролиз жиров происходит необратимо. Продуктами в этом случае являются мыла – соли высших карбоновых кислот и щелочных металлов:



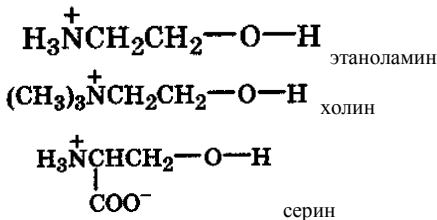
Омываемые сложные липиды подразделяют на *фосфолипиды*, *сфинголипиды* и *гликолипиды*. Молекулы этих соединений, в отличие от молекул жиров, имеют достаточно мощный гидрофильный (полярный) фрагмент, содержащий глицерин, производные фосфорной кислоты или углеводов, и два липофильных (неполярных) фрагмента – углеводородные радикалы. Это эффективные поверхностно-активные вещества, имеющие одновременно сродство и с жирами, и с водой. Эти соединения являются структурными компонентами биологических

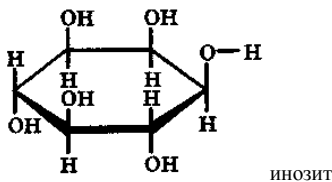
мембран, их изображают .

**Фосфолипиды.** В природных фосфолипидах, являющихся производными фосфатидовых кислот, в положении 1 глицеринового остатка обычно находится ацильный остаток R'C(O)— насыщенной жирной кислоты, в положении 2 – остаток R''C(O)— ненасыщенной жирной кислоты, а в положении 3 – остаток фосфорной кислоты, этерифицированный содержащими спиртовую группу природными биосубстратами R'''—O—H:



где R'''—O—H:





Природными фосфолипидами являются *фосфатидилэтаноламин* (кефалин), *фосфатидилхолин* (лецитин), *фосфатидилсерин* и *фосфатидилинозит*. В условиях живого организма ионогенные группировки этих соединений ионизированы.

Фосфолипиды составляют основу липидного бислоя биологических мембран. В результате межмолекулярных взаимодействий, удерживающих друг возле друга углеводородные радикалы, образуется внутренний липофильный (гидрофобный) слой мембраны. Гидрофильные фрагменты, расположенные на внешней поверхности мембраны, образуют гидрофильный слой.

*Сфинголипиды* – структурные аналоги фосфолипидов, содержащие вместо глицерина *сфингозин* – ненасыщенный длинноцепочечный двухатомный аминоспирт. Наиболее распространенными сфинголипидами являются *церамиды* и *сфингомиелины*:

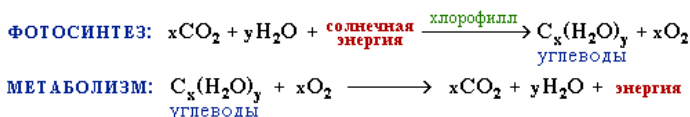


*Церамиды* – это N-ацильные производные сфингозина, в котором аминогруппа ацилирована высшими жирными кислотами.

*Сфингомиелины* – это производные *церамидов*, содержащие фосфорилхолиновую группировку, присоединенную по гидроксигруппе при C-1:



$C_{12}H_{22}O_{11}$ , крахмал и целлюлоза  $[C_6H_{10}O_5]_n$ . Углеводы содержатся в клетках растительных и животных организмов и по массе составляют основную часть органического вещества на Земле. Эти соединения образуются растениями в процессе фотосинтеза из углекислого газа и воды при участии хлорофилла. Животные организмы не способны синтезировать углеводы и получают их с растительной пищей. Фотосинтез можно рассматривать как процесс восстановления  $CO_2$  с использованием солнечной энергии. Эта энергия освобождается в животных организмах в результате метаболизма углеводов, который заключается, с химической точки зрения, в их окислении.



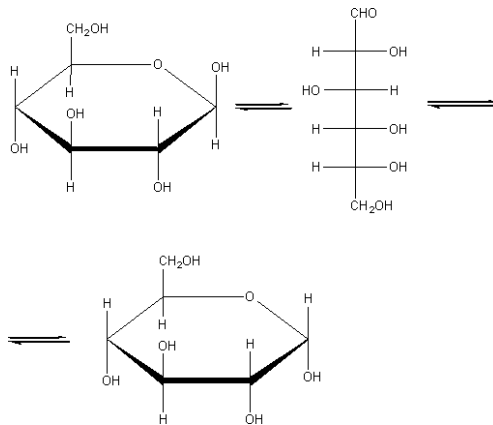
Углеводы объединяют разнообразные соединения – от низкомолекулярных, состоящих из нескольких атомов ( $x = 3$ ), до полимеров  $[C_x(H_2O)_y]_n$  с молекулярной массой в несколько миллионов ( $n > 10000$ ). Для большинства углеводов приняты тривиальные названия с суффиксом *-оза* (глюкоза, рибоза, сахароза, целлюлоза и т. п.). По числу входящих в их молекулы структурных единиц (остатков простейших углеводов) и способности к гидролизу углеводы подразделяют на моносахариды, олигосахариды и полисахариды. Моносахариды не гидролизуются с образованием более простых углеводов. Олиго- и полисахариды расщепляются при гидролизе до моносахаридов. В молекулах олигосахаридов содержится от 2 до 10 моносахаридных остатков, в полисахаридах – от 10 до 3000–5000.

Моносахариды: глюкоза  $C_6H_{12}O_6$ , фруктоза  $C_6H_{12}O_6$ , рибоза  $C_5H_{10}O_5$ .

Олигосахариды (дисахариды): сахароза  $C_{12}H_{22}O_{11}$ , лактоза – молочный сахар  $C_{12}H_{22}O_{11}$ .

Полисахариды: целлюлоза  $(C_6H_{10}O_5)_n$ , крахмал  $(C_6H_{10}O_5)_n$ .

**Глюкоза  $C_6H_{12}O_6$  (альдегидоспирт).** Глюкоза может существовать в линейной и циклической формах:

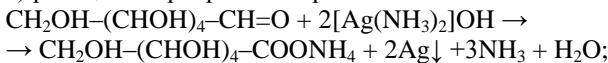


### *Химические свойства моносахаридов*

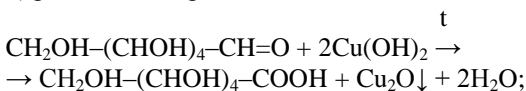
Химические свойства моносахаридов обусловлены наличием в молекуле функциональных групп трех видов (карбонила, спиртовых гидроксидов и полуацетального гидроксидов). Например, глюкоза как многоатомный спирт образует простые и сложные эфиры, комплексное соединение с гидроксидом меди(II); как альдегид она окисляется аммиачным раствором оксида серебра, а также бромной водой в глюконовую кислоту  $\text{COOH}-(\text{CHOH})_4-\text{COOH}$  и восстанавливается водородом в шестиатомный спирт – сорбит  $\text{CH}_2\text{OH}-(\text{CHOH})_4-\text{CH}_2\text{OH}$ ; в полуацетальной форме глюкоза способна к нуклеофильному замещению полуацетального гидроксидов на группу  $-\text{OR}$  (образование гликозидов, олиго- и полисахаридов). Аналогично ведут себя в таких реакциях и другие моносахариды.

#### 1. Реакции альдегидной группы:

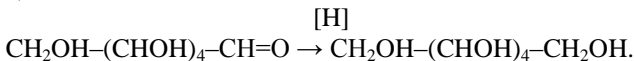
а) реакция «серебряного зеркала»:



б) реакция с гидроксидом меди(II):

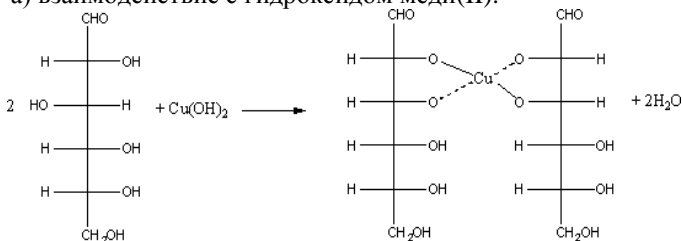


в) восстановление:

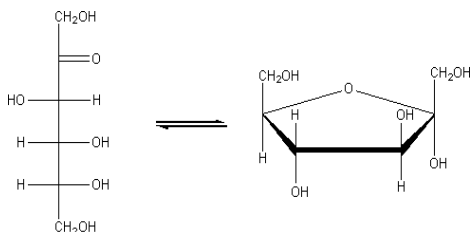


## 2. Реакции гидроксильной группы:

а) взаимодействие с гидроксидом меди(II):



### Фруктоза $C_6H_{12}O_6$ (кетонспирт).



Важнейшим свойством моносахаридов является их ферментативное брожение, т. е. распад молекул на осколки под действием различных ферментов. Брожению подвергаются в основном гексозы в присутствии ферментов, выделяемых дрожжевыми грибами, бактериями или плесневыми грибами. В зависимости от природы действующего фермента различают реакции следующих видов:

а) спиртовое брожение:  $C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2CO_2 + 2 C_2H_5OH$ ;

этанол

б) молочнокислое брожение:  $C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2CH_3-CH(OH)-COOH$ ;

молочная кислота

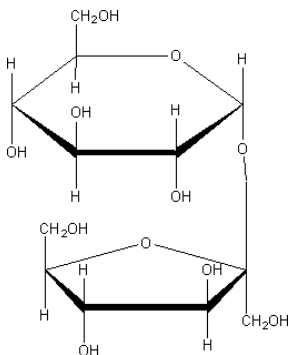
в) маслянокислое брожение:  $C_6H_{12}O_6 \rightarrow C_3H_7COOH + 2CO_2 + 2H_2O$ .

масляная кислота

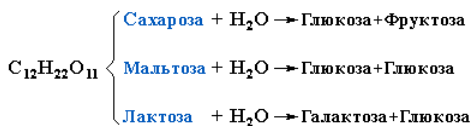
В живом организме глюкоза окисляется с выделением большого количества энергии:  $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + 2920$  кДж.

*Дисахариды* – это углеводы, молекулы которых состоят из двух остатков моносахаридов, соединенных друг с другом за счет взаимодействия гидроксильных групп (двух полуацетальных или одной полуацетальной и одной спиртовой). Связи, соединяющие моносахаридные остатки, называются гликозидными.

**Сахароза  $C_{12}H_{22}O_{11}$  – дисахарид.** Сахароза образована остатками  $\alpha$ -глюкозы и  $\beta$ -фруктозы:

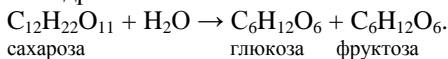


Для дисахаридов характерна реакция гидролиза (в кислой среде или под действием ферментов), в результате которой образуются моносахариды. При гидролизе различные дисахариды расщепляются на составляющие их моносахариды за счет разрыва связей между ними (гликозидных связей):



### *Химические свойства дисахаридов*

#### 1. Гидролиз:



Таким образом, реакция гидролиза дисахаридов является обратной процессу их образования из моносахаридов.

2. Взаимодействие с гидроксидом кальция с образованием сахарата кальция.

3. Сахароза не реагирует с аммиачным раствором оксида серебра, поэтому ее называют невосстанавливающим дисахаридом.

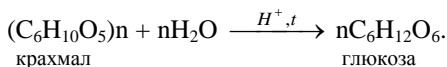
**Крахмал** – основная часть важнейших продуктов питания: муки (75–80 %), картофеля (25 %), саго и др. Энергетическая ценность составляет около 16,8 кДж/г. Он является ценным питательным продук-

том. Чтобы облегчить его усвоение, содержащие крахмал продукты подвергают действию высокой температуры, т. е. картофель варят, хлеб пекут. В этих условиях происходит частичный гидролиз крахмала и образуются декстрины, растворимые в воде. Декстрины в пищеварительном тракте подвергаются дальнейшему гидролизу до глюкозы, которая усваивается организмом. Избыток глюкозы превращается в гликоген (животный крахмал). Состав гликогена такой же, как у крахмала, –  $(C_6H_{10}O_5)_n$ , но его молекулы более разветвленные. Особенно много гликогена содержится в печени (до 10 %). В организме гликоген является резервным веществом, которое превращается в глюкозу по мере ее расходования в клетках.

Крахмал  $(C_6H_{10}O_5)_n$  – природный полимер, молекулы которого состоят из линейных и разветвленных цепей, содержащих остатки  $\alpha$ -глюкозы.

#### *Химические свойства крахмала*

1. Гидролиз:



2. Крахмал дает интенсивно синее окрашивание с йодом за счет образования внутримолекулеского соединения.

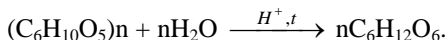
3. Крахмал не вступает в реакцию «серебряного зеркала».

Крахмал применяют для крахмаливания белья. Под горячим утюгом происходит частичный гидролиз крахмала и превращение его в декстрины. Последние образуют на ткани плотную пленку, которая придает блеск ткани и предохраняет ее от загрязнения. Крахмал и его производные также применяются при производстве бумаги, текстильных изделий, а также в фармацевтической промышленности.

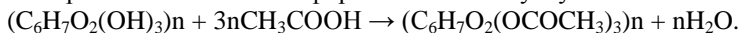
**Целлюлоза  $(C_6H_{10}O_5)_n$**  – природный полимер, молекулы которого состоят из линейных цепей, содержащих остатки  $\beta$ -глюкозы.

#### *Химические свойства целлюлозы*

1. Гидролиз:

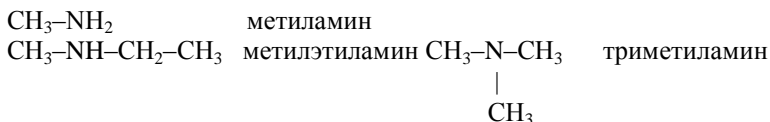


2. Образование сложных эфиров с азотной и уксусной кислотами:



## 5. Азотсодержащие соединения: амины и аминокислоты

**Аминами** называют органические соединения, которые можно рассматривать как продукты замещения атомов водорода в аммиаке на органические радикалы. В зависимости от числа замещенных атомов различают первичные, вторичные и третичные амины. Названия аминов строят из названий органических радикалов с добавлением в окончание слова «амин»:



Группа  $\text{NH}_2$  называется аминогруппой.

### Химические свойства аминов

1. Гидролиз:  $\text{R-NH}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow [\text{R-NH}_3]^+\text{OH}^-$ .
2. Взаимодействие с кислотами:  $\text{CH}_3\text{-NH}_2 + \text{HCl} \rightarrow \text{CH}_3\text{NH}_3\text{Cl}$ .
3. Горение:  $2\text{C}_2\text{H}_5\text{NH}_2 + 15\text{O}_2 \rightarrow 8\text{CO}_2 + 2\text{N}_2 + 14\text{H}_2\text{O}$ .
4. Реакции с азотистой кислотой:
  - а) первичные амины превращаются в спирты:  
 $\text{R-NH}_2 + \text{NaNO}_2 + \text{HCl} \rightarrow \text{R-OH} + \text{N}_2 + \text{NaCl} + \text{H}_2\text{O}$ .
  - б) вторичные амины превращаются в нитрозосоединения:  
 $\text{R}_2\text{NH} + \text{NaNO}_2 + \text{HCl} \rightarrow \text{R}_2\text{N-N=O} + \text{NaCl} + \text{H}_2\text{O}$ .

Получение аминов:

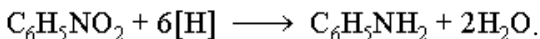
1. Нагревание алкилгалогенидов с аммиаком:  
 $2\text{NH}_3 + \text{CH}_3\text{Cl} \rightarrow [\text{CH}_3\text{NH}_3]\text{Cl} \rightarrow \text{CH}_3\text{NH}_2 + \text{NH}_4\text{Cl}$ .
2. Первичные амины получают восстановлением нитросоединений:



Первичные амины часто называют как производные углеводов, в молекулах которых один или несколько атомов водорода замещены на аминогруппы  $-\text{NH}_2$ . В этом случае аминогруппа указывается в названии суффиксами *амин* (одна группа  $-\text{NH}_2$ ), *диамин* (две группы  $-\text{NH}_2$ ) и т. д. с добавлением цифр, отражающих положение этих групп в главной углеродной цепи. Например:  $\text{CH}_3\text{-CH}_2\text{-CH}_2\text{-NH}_2$  пропанамин-1;  $\text{H}_2\text{N-CH}_2\text{-CH}_2\text{-CH(NH}_2\text{)-CH}_3$  бутандиамин-1,3

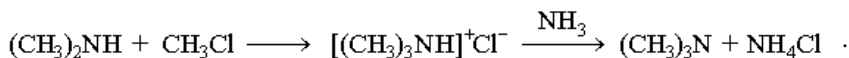
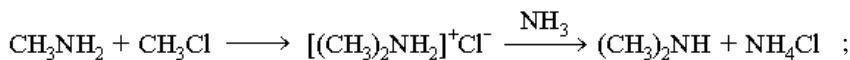
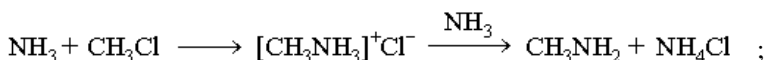
Наиболее общим методом получения первичных аминов является восстановление нитросоединений.

Важнейший ароматический амин – анилин – образуется при восстановлении нитробензола (восстановители – водород в присутствии металлических катализаторов, Fe + HCl, сульфиды):

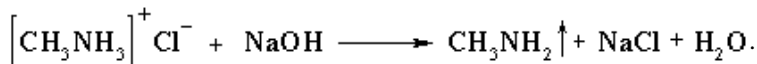


Эта реакция носит имя русского химика Н. Н. Зинина, осуществившего ее впервые в 1842 году.

При нагревании галогеналканов с аммиаком образуется смесь первичных, вторичных и третичных аминов:

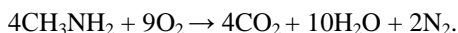


Для аминов характерны ярко выраженные основные свойства (за что их часто называют органическими основаниями). Взаимодействуя с кислотами, амины образуют соли. Соли аминов – твердые вещества, хорошо растворимые в воде. Щелочи (более сильные основания) легко вытесняют из них амины:

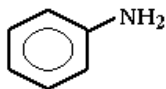


Основность ароматических аминов зависит также от характера заместителей в бензольном кольце. Электроноакцепторные заместители (–F, –Cl, –NO<sub>2</sub> и т. п.) уменьшают основные свойства ариламина по сравнению с анилином, а электронодонорные (алкил, –OCH<sub>3</sub>, –N(CH<sub>3</sub>)<sub>2</sub> и др.), напротив, увеличивают. Основность простейших аминов (в растворе) возрастает в ряду C<sub>6</sub>H<sub>5</sub>NH<sub>2</sub> < NH<sub>3</sub> < (CH<sub>3</sub>)<sub>3</sub>N < CH<sub>3</sub>NH<sub>2</sub> < < (CH<sub>3</sub>)<sub>2</sub>NH.

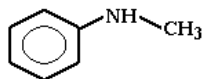
Алифатические амины окисляются под действием сильных окислителей. В отличие от аммиака, низшие газообразные амины способны воспламеняться от открытого пламени. Реакция горения (полного окисления) аминов на примере метиламина:



### Ароматические амины

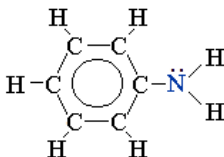


Фениламин  
(анилин)



Метилфениламин

**Анилин (фениламин)**  $C_6H_5NH_2$  – важнейший из ароматических аминов:

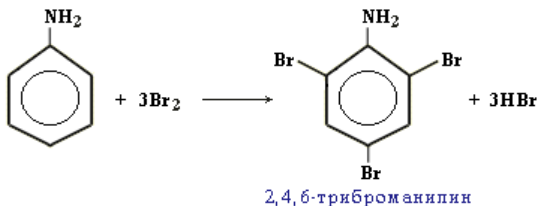


*структурная формула*

Он находит широкое применение в качестве полупродукта в производстве красителей, взрывчатых веществ и лекарственных средств (сульфаниламидные препараты). Анилин представляет собой бесцветную маслянистую жидкость с характерным запахом. На воздухе быстро окисляется и приобретает красно-бурую окраску. Ядовит.

Для анилина характерны реакции как по аминогруппе, так и по бензольному кольцу. Особенности этих реакций обусловлены взаимным влиянием атомов. С одной стороны, бензольное кольцо ослабляет основные свойства аминогруппы по сравнению алифатическими аминами и даже с аммиаком. С другой стороны, под влиянием аминогруппы бензольное кольцо становится более активным в реакциях замещения, чем бензол.

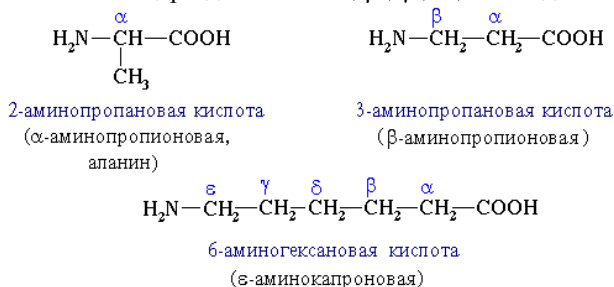
Например, анилин энергично реагирует с бромной водой с образованием 2,4,6-триброманилина (белый осадок). Эта реакция может использоваться для качественного и количественного определения анилина:



**Аминокислоты** – органические бифункциональные соединения, в состав которых входят карбоксильные группы –COOH и аминогруппы –NH<sub>2</sub>. Это замещенные карбоновые кислоты, в молекулах которых один или несколько атомов водорода углеводородного радикала заменены аминогруппами. Простейший представитель – аминокусусная кислота H<sub>2</sub>N–CH<sub>2</sub>–COOH (глицин).

Аминокислоты классифицируют по двум структурным признакам.

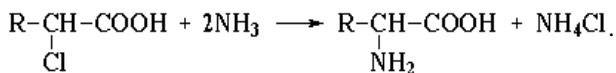
В зависимости от взаимного расположения amino- и карбоксильной групп аминокислоты подразделяют на α-, β-, γ-, δ-, ε- и т. д.:



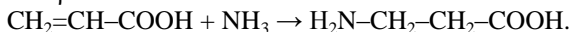
Для α-аминокислот R–CH(NH<sub>2</sub>)COOH, которые играют исключительно важную роль в процессах жизнедеятельности животных и растений, применяются тривиальные названия. Если в молекуле аминокислоты содержится две аминогруппы, то в ее названии используется приставка *диамино-*, три группы NH<sub>2</sub> – *триамино-* и т. д.

### Получение аминокислот

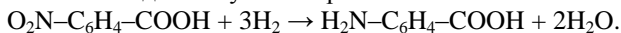
1. Замещение галогена на аминогруппу в соответствующих галогензамещенных кислотах:



2. Присоединение аммиака к α,β-непредельным кислотам с образованием β-аминокислот:

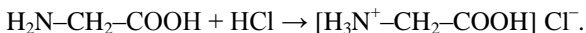


3. Восстановление нитрозамещенных карбоновых кислот (применяется обычно для получения ароматических аминокислот):

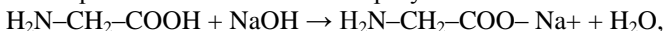


### Химические свойства аминокислот

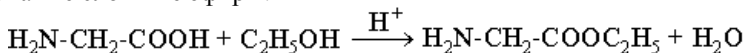
Аминокислоты проявляют свойства оснований за счет аминогруппы и свойства кислот за счет карбоксильной группы, т. е. являются амфотерными соединениями. Подобно аминам они реагируют с кислотами с образованием солей аммония:



Как карбоновые кислоты они образуют соли:

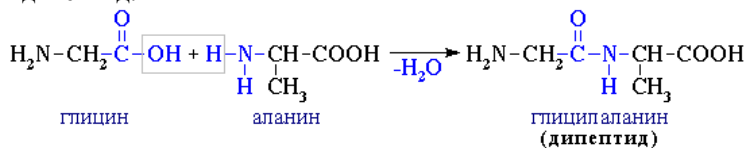


а также сложные эфиры:



Кроме того, возможно взаимодействие amino- и карбоксильной групп как внутри одной молекулы (внутримолекулярная реакция), так и принадлежащих разным молекулам (межмолекулярная реакция).

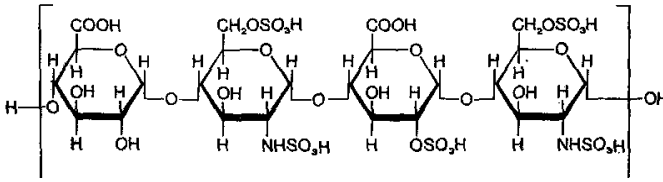
Межмолекулярное взаимодействие  $\alpha$ -аминокислот приводит к образованию пептидов. При взаимодействии двух  $\alpha$ -аминокислот образуется дипептид:



Источником  $\alpha$ -аминокислот для живых систем служат пищевые белки. Многие  $\alpha$ -аминокислоты синтезируются в организме животных, но некоторые не синтезируются и должны поступать с пищей. Это *незаменимые аминокислоты*: валин, гистидин, изолейцин, лейцин, лизин, метионин, треонин, триптофан, фенилаланин. Остальные аминокислоты могут синтезироваться в организме животных, их называют *заменимыми*: аланин, аргинин, аспарагин, аспарагиновая кислота, глицин, глутамин, глутаминовая кислота, пролин, серин, цистеин, тирозин.

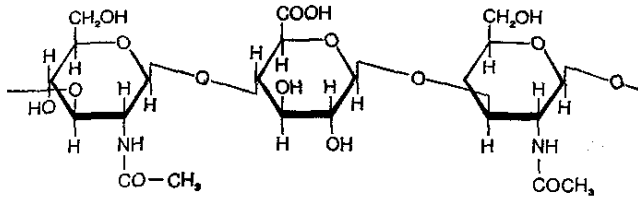
**Мукополисахариды** относятся к высокомолекулярным гетерополисахаридам, образующим комплексные соединения с белками. Они являются основными компонентами слизей (слюны, кишечного сока, слизи суставов). Основными представителями этой группы углеводов являются гепарин, гиалуроновая и хондроитинсерная кислоты.

**Гепарин** является представителем гетерополисахаридов. Это полимер с молекулярной массой 20 000, состоящий из остатков глюкуроновой кислоты,  $\alpha$ -D-глюкозамина и серной кислоты:



Гепарин препятствует свертыванию крови и поэтому широко используется в качестве антикоагулянта при переливании крови, а также для профилактики и лечения тромбозов.

*Гиалуроновая кислота* – гетерополисахарид, молекула которого образована остатками N-ацетил-β-D-глюкозамина и β-D-глюкуроновой и уксусной кислот. Глюкозамин соединен с кислотой (3-(1,4)-связью). Структура гиалуроновой кислоты имеет вид

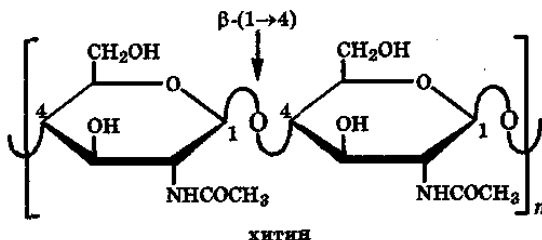


Молекулярная масса гиалуроновой кислоты – от 270 до 500 тыс. Благодаря ионизации карбоксильных групп гиалуроновая кислота взаимодействует с молекулами воды, различными ионами, образует высокомолекулярные комплексы с белками, растворы ее обладают большой вязкостью.

Гиалуроновая кислота обнаружена в синовиальной жидкости, сухожилиях, в стекловидном теле глаза, пупочном канатике, злокачественных опухолях. В организме человека и животных гиалуроновая кислота играет большую роль в процессах проницаемости клеточных мембран, оплодотворения и в формировании защитных свойств организма от инфекции.

*Хондроитинсерная кислота* – высокомолекулярный гетерополисахарид (молекулярная масса 40 000–50 000). При его гидролизе образуется N-ацетилгалактозамин, глюкуроновая, уксусная и серная кислоты. В процессе синтеза хондроитинсерной кислоты N-ацетилгалактозамин может соединяться с глюкуроновой кислотой β-1,3 или β-1,4-гликозидными связями.

В зависимости от структуры и составных компонентов хондроитин-сульфаты могут находиться в трех формах – А, В и С. Структурное отличие хондроитинсульфатов А и С определяется положением сульфатных остатков. В хондроитинсульфате А-сульфатная группа соединена сложноэфирной связью с С-4 N-ацетилгалактозамина, а в хондроитинсульфате С она соединена с С-6. В молекуле хондроитин-сульфата β-глюкуроновая кислота замещена ее изомером – идуроновой кислотой.

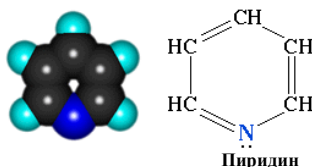
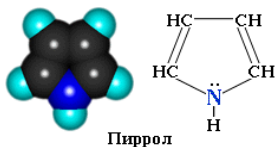


## 6. Гетероциклические соединения. Нуклеиновые кислоты

**Гетероциклические соединения** – это органические вещества, содержащие в своих молекулах циклы, в образовании которых кроме атомов углерода участвуют атомы других элементов (гетероатомы).

Наиболее распространены гетероциклы, в состав которых входят атомы азота, кислорода или серы.

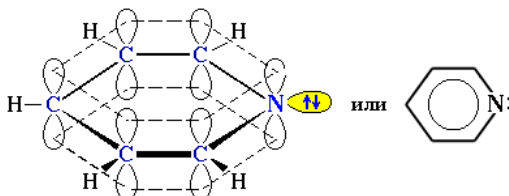
Примером кислородсодержащих гетероциклических соединений служат циклические формы моносахаридов (глюкозы, рибозы и т. п.). Некоторые азотсодержащие гетероциклы играют важную роль в природе.



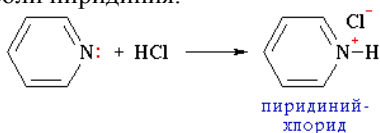
Атом азота в гетероциклах связан с углеродными атомами, поэтому такие соединения можно рассматривать как циклические амины.

*Пиридин*  $C_5H_5N$  – шестичленный гетероцикл с одним атомом азота. Это бесцветная жидкость с неприятным запахом, температура кипения составляет  $115^\circ\text{C}$ . Хорошо растворяется в воде и органических жидкостях. Ядовит.

Электронное строение молекулы пиридина сходно со строением бензола. Атомы углерода и азота находятся в состоянии  $sp^2$ -гибридизации. Все  $\sigma$ -связи C–C, C–H и C–N образованы гибридными орбиталями, углы между ними составляют примерно  $120^\circ$ . Поэтому цикл имеет плоское строение. Шесть электронов, находящихся на негибридных p-орбиталях, образуют  $\pi$ -электронную ароматическую систему.



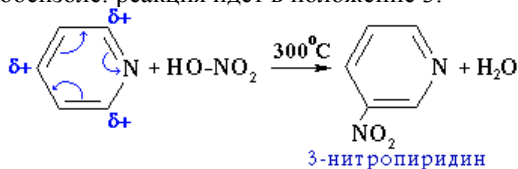
Из трех гибридных орбиталей атома азота две образуют  $\sigma$ -связи C–N, а третья содержит неподеленную пару электронов, которые не участвуют в  $\pi$ -электронной системе. Поэтому пиридин, подобно аминам, проявляет свойства основания. Его водный раствор окрашивает лакмус в синий цвет. При взаимодействии пиридина с сильными кислотами образуются соли пиридиния.



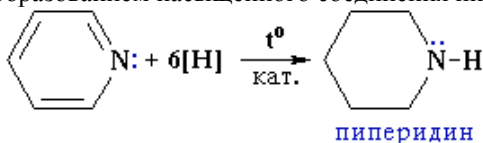
Наряду с основными свойствами пиридин проявляет свойства ароматического соединения. Однако его активность в реакциях электрофильного замещения ниже, чем у бензола. Это объясняется тем, что азот как более электроотрицательный элемент оттягивает электроны

на себя и понижает плотность электронного облака в кольце, в особенности в положениях 2 и 4 (орто- и пара-положения).

Поэтому, например, реакция нитрования пиридина проходит в жестких условиях (при температуре 300 °С) и с низким выходом. Ориентирующее влияние атома азота на вступление нового заместителя при электрофильном замещении в пиридине подобно влиянию нитрогруппы в нитробензоле: реакция идет в положение 3.

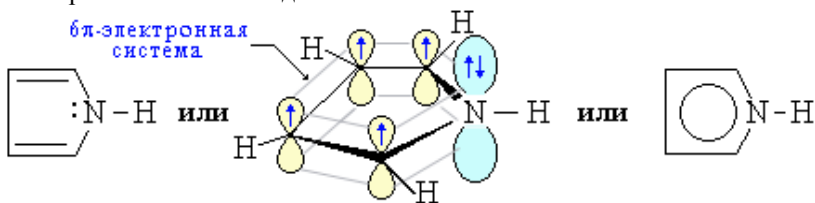


Как и бензол, пиридин может присоединять водород в присутствии катализатора с образованием насыщенного соединения пиперидина.



Пиперидин проявляет свойства вторичного амина (сильное основание).

*Пиррол*  $C_4H_4NH$  – пятичленный гетероцикл с одним атомом азота. Бесцветная жидкость с температурой кипения 130 °С, плохо растворимая в воде, на воздухе быстро окисляется и темнеет. Электронное строение молекулы пиррола объясняет его свойства как слабой кислоты и ароматического соединения.

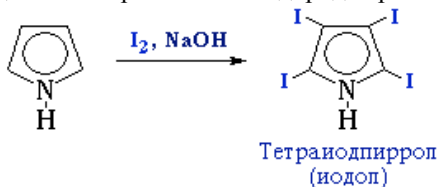


Атомы углерода и азота находятся в состоянии  $sp^2$ -гибридизации,  $\sigma$ -связи C–C, C–H и C–N образованы гибридными орбиталями. Цикл имеет плоское строение. На негибридной p-орбитали азота находится неподеленная пара электронов, которые вступают в сопряжение с четырьмя p-электронами атомов углерода.

Таким образом, в циклической системе сопряжения находится шесть электронов, что определяет ароматические свойства пиррола.

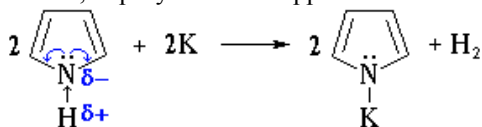
Пиррол значительно активнее бензола в реакциях электрофильного замещения, так как атом азота, предоставляя в систему сопряжения два электрона (+M-эффект), повышает электронную плотность в цикле.

Пример: замещение четырех атомов водорода при иодировании:

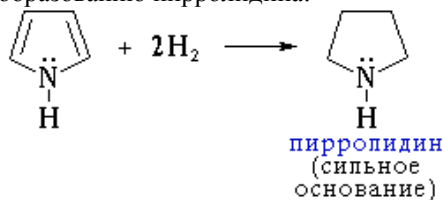


Устойчивость пиррола как ароматической структуры значительно меньше, чем бензола. Под действием сильных минеральных кислот электронная пара азота все же используется для солеобразования и свойства пиррола резко меняются: ароматичность исчезает (в системе сопряжения остается всего четыре электрона) и проявляются свойства диена, например, способность к полимеризации.

Связывание неподеленной электронной пары атома азота системой сопряжения приводит к резкому ослаблению основных и проявлению кислотных свойств. Как слабая кислота пиррол вступает в реакцию с металлическим калием, образуя соль – пиррол-калий:

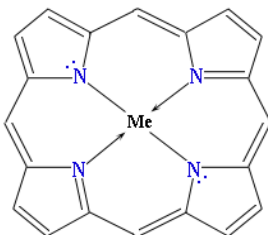


Пиррол может участвовать в реакциях присоединения: гидрирование приводит к образованию пирролидина:



Под действием сильных минеральных кислот пиррол вступает в реакции полимеризации.

Пиррол применяют для синтеза различных органических веществ. Пиррольные структуры содержатся в гемоглобине, хлорофилле, витамине В<sub>12</sub> и некоторых других природных соединениях. В состав молекул этих сложных веществ входит тетрапиррольный фрагмент (порфин) в виде комплекса с металлом:



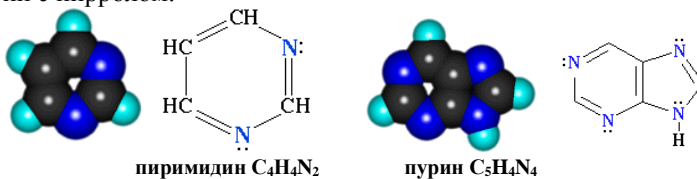
где Me – металл (Fe в гемоглобине, Mg в хлорофилле, Co в витамине B<sub>12</sub>).

*Пиримидин* C<sub>4</sub>H<sub>4</sub>N<sub>2</sub> – шестичленный гетероцикл с двумя атомами азота. Проявляет свойства очень слабого основания, так как атомы азота в sp<sup>2</sup>-гибридизованном состоянии довольно прочно удерживают неподеленную электронную пару.

Для пиримидина, подобно пиридину, характерна бπ-электронная ароматическая система. Поэтому его цикл обладает повышенной устойчивостью.

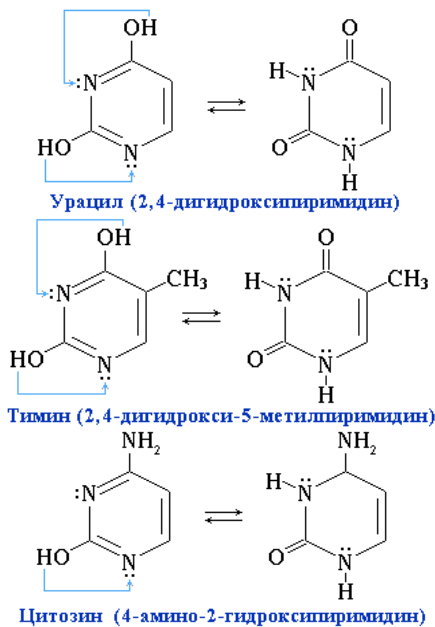
Пурин C<sub>5</sub>H<sub>4</sub>N<sub>4</sub> – соединение, в молекуле которого сочетаются структуры шести- и пятичленного гетероциклов, содержащих по два атома азота.

Проявляет амфотерные свойства. Слабые основные свойства связаны с атомами азота шестичленного (пиримидинового) цикла. Слабые кислотные свойства обусловлены группой N–H пятичленного цикла по аналогии с пиролом.



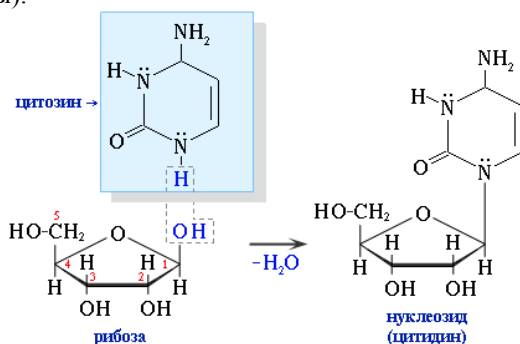
Эти соединения являются основой пиримидиновых и пуриновых оснований, входящих в состав природных высокомолекулярных веществ – нуклеиновых кислот.

Пиримидиновые основания – производные пиримидина, входящие в состав нуклеиновых кислот: урацил, тимин, цитозин. Для оснований, содержащих группу –ОН, характерно подвижное равновесие структурных изомеров, обусловленное переносом протона от кислорода к азоту и наоборот:



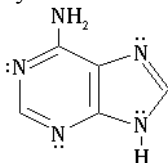
Подобное динамическое равновесие структурных изомеров называют «таутомерией». Данный частный случай относят к лактим-лактамной таутомерии.

Пиримидиновые основания входят в состав нуклеозидов – структурных компонентов нуклеиновых кислот. Нуклеозиды образуются за счет отщепления водорода от N–H-связи в молекуле азотистого основания и гидроксила при C<sub>1</sub> в молекуле углевода рибозы (или 2-деоксирибозы).



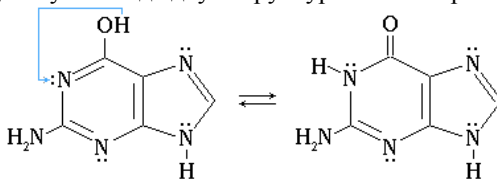
Здесь проявляются кислотные свойства амина (группа N–H в азотистом гетероцикле) и способность к нуклеофильному замещению полуацетального гидроксисила (при C<sub>1</sub>) в молекуле углевода.

Пуриновые основания – производные пурина, входящие в состав нуклеиновых кислот: аденин, гуанин.



Аденин (6-аминопурин)

Гуанин существует в виде двух структурных изомеров:



Гуанин (2-амино-6-гидроксиуридин)

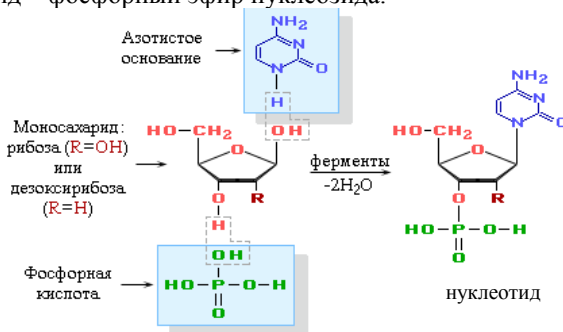
Образование нуклеозидов происходит, как и в случае пиримидиновых оснований, по связи N–H.

Нуклеиновые кислоты – это биополимеры, макромолекулы которых состоят из многократно повторяющихся звеньев – нуклеотидов. Поэтому их называют также полинуклеотидами.

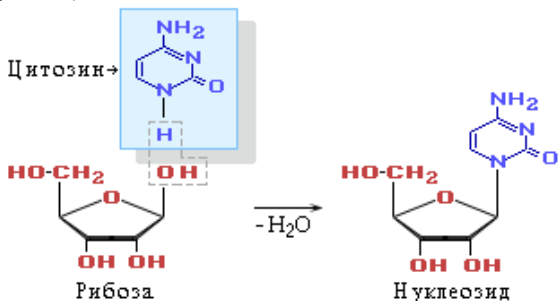
В состав нуклеотида – структурного звена нуклеиновых кислот – входят три составные части:

азотистое основание – пиримидиновое или пуриновое; моносахарид – рибоза или 2-дезоксирибоза; остаток фосфорной кислоты.

Нуклеотид – фосфорный эфир нуклеозида.

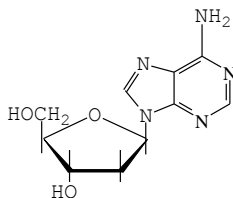


В состав нуклеозида входят два компонента: моносахарид (рибоза или дезоксирибоза) и азотистое основание.



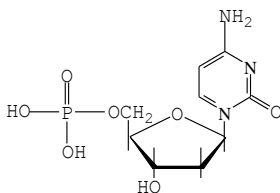
Выдающийся немецкий химик Эмиль Фишер синтезировал 2,6,8-триоксипурин (*мочевую кислоту*) исходя из барбитуровой кислоты. Из мочевой кислоты Фишер получил аденин, гуанин и ксантин. Аденин и гуанин являются обычными компонентами нуклеиновых кислот.

**Нуклеозидом** называется N-гликозид, агликон которого представляет собой, как правило, производное пиримидина или пурина. В зависимости от того, какой сахар – рибоза или дезоксирибоза – входит в их состав, нуклеозиды подразделяются на *рибозиды* и *дезоксирибозиды*.



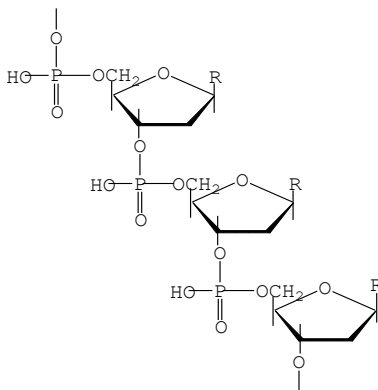
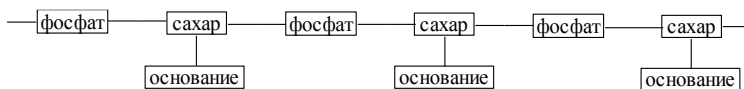
адениндезоксирибозид

**Нуклеотид** – соединение, построенное из молекулы сахара, азотистого основания и фосфорной кислоты.



цитозиндезоксирибонуклеотид

## Общая схема строения ДНК



Число нуклеотидных единиц в ДНК может составлять от 3000 до 10000000. Последовательность азотистых оснований не установлена.

## Биологическая химия

### 1. Витамины

Витамины – это биологически активные вещества различной химической природы, необходимые организму в небольших количествах и выполняющие самостоятельно или в составе ферментов каталитическую функцию.

Витамины отличаются от других органических пищевых веществ двумя характерными признаками:

- они не включаются в структуру тканей;
- не используются организмом как энергетический материал.

В настоящий момент используют три вида номенклатуры. Первая (с приставкой *анти-*) исторически сложилась по названию заболевания, развивающегося при недостатке или отсутствии витамина в пище. Например, антиксерофтальмический, антирахитический, антигеморрагический. Эта же номенклатура включает в себя и физиологические

названия, такие как витамин роста, витамин размножения (плодовитости) и т. д. Кроме того, используют обозначения витаминов латинскими буквами: А, D, Е, К ... . Сходные по химическому строению вещества, обладающие характерным физиологическим действием конкретного витамина, принято называть витаминерами и обозначать индексом. Так, витамин А имеет три витаминера (А<sub>1</sub>, А<sub>2</sub>, А<sub>3</sub>), витамин D – пять, Е представлен большой группой витаминеров, из которых наиболее распространены α-, β-, γ-токоферолы. Согласно третьей номенклатуре, витамину присваивают химическое название. Чтобы ориентироваться в названиях витаминов, необходимо составить таблицу следующего образца:

#### Номенклатура витаминов

№ п.п.	Буквенное обозначение	Химическое название	Физиологическое название
1	А	Ретинол	Антисерофтальмический
2	D	Кальциферолы	Антирахитный
3	Е	Токоферолы	Антистерильный
4	К	Филохиноны	Антигеморрагический
5	В <sub>1</sub>	Тиамин	Антиневритический
6	В <sub>2</sub>	Цианкобаламин	Антианемический
И т. д.			

По физико-химическим свойствам классифицировать витамины затруднительно, в частности, по растворимости выделяют две большие группы витаминов: жирорастворимые и водорастворимые. Отдельно выделяют условную группу витаминоподобных веществ, которые отличаются от витаминов тем, что потребность организма в них выше. Например, суточная потребность взрослого человека в витамине В<sub>5</sub> составляет 15–25 мг, в витамине F (условно витаминоподобного вещества) – 5–10 г.

Согласно программе курса, из группы жирорастворимых витаминов необходимо изучить витамины: А, D, Е, К, F, убихинон; из группы водорастворимых: В<sub>1</sub>, В<sub>3</sub>, В<sub>5</sub>, В<sub>6</sub>, В<sub>12</sub>, В<sub>С</sub>, Н, Р, С и витаминоподобные вещества: парааминобензойную кислоту, липолевою кислоту, холин, инозит.

Организм животных и человека практически не синтезирует витамины или синтезирует в недостаточном количестве. Растения и микроорганизмы способны к первичному синтезу витаминов, поэтому основным источником витаминов для животных и человека служат растительная пища, продукты жизнедеятельности микрофлоры, в частно-

сти, микрофлоры ЖКТ и, в меньшей степени, пища животного происхождения.

С пищей витамины могут поступать как самостоятельные вещества, так и в форме провитаминов, которые в тканях организма превращаются в активные формы витаминов. В свою очередь, провитамины могут быть представлены биохимическим комплексом витамина с другими соединениями, например, белками и липидами или в виде самостоятельных веществ. Например, каротины являются провитаминами витамина А. Поступая в организм, они превращаются в витамин А путем окисления или расщепления. В первом случае из одной молекулы  $\beta$ -каротина образуется одна молекула витамина А, во втором – две молекулы. Нарушение баланса витаминов в организме проявляется в форме недостатка витамина. Это состояние названо гиповитаминозом. Крайне выраженный дефицит называют авитаминозом, избыток витамина – гипervитаминозом. Как правило, наиболее распространен гиповитаминоз сразу нескольких витаминов – полигиповитаминоз. Гипervитаминоз встречается редко, в основном при передозировке вводимого витамина, и характерен для жирорастворимых витаминов. Недостаток или избыток витамина одинаково отрицательно отражается на метаболизме и определяется по специфичным признакам для конкретного витамина.

Основными причинами заболеваний, связанных с витаминами, являются следующие.

1. Недостаточное или полное отсутствие витамина в пище.
2. Неспособность выделить витамин из пищи и усвоить его. Здесь может быть ряд своих причин:
  - заболевание ЖКТ и нарушение всасывания;
  - прочный биохимический комплекс, который можно разрушить дополнительной обработкой пищи для животных (термическая обработка кормов);
  - несбалансированный рацион: жирорастворимые витамины требуют присутствия жиров, водорастворимых белков-переносчиков;
  - введение медпрепаратов, подавляющих микрофлору ЖКТ и, в частности, преджелудков у жвачных.
3. Физиологически повышенная потребность организма в витаминах во время роста, беременности, болезни.
4. Присутствие в кормах антивитаминов. Это вещества, сходные с витаминами по химическому строению, но не обладающие их свойствами, т. е. они включаются в обмен веществ вместо витаминов и нарушают его. Например, вместо парааминобензойной кислоты у мик-

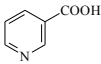
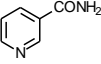
роорганизмов в метаболизм включаются сульфаниламиды и задерживают рост микроба.

Помимо структурных аналогов, выделяют и различают авитамины биологического происхождения: ферменты и белки, расщепляющие или связывающие молекулы витаминов. Например, тиаминаза расщепляет витамин В<sub>1</sub>. Ее много в стенке кишечника сырой рыбы, поэтому нежелательно использовать фарш из сырой рыбы в звероводстве, белок сырого яйца – авидин – связывает биотин и переводит его в неактивную форму.

Изучая характерные особенности витаминов одной группы, следует обратить внимание на номенклатуру витаминов и заболевания, связанные с отсутствием, недостатком или избытком витаминов в организме. Разобраться в причинах, вызывающих эти заболевания.

Изучая отдельные витамины, необходимо обратить внимание на наличие витаминер, провитаминов, авитаминов данного витамина, химическое строение и участие в биологических процессах, а также специфичные признаки заболеваний, связанных с витаминами, и источники витамина для животных. При изучении биологической роли витаминов и витаминоподобных веществ необходимо видеть взаимосвязь витаминов и ферментов как активной части последних.

Обобщая изученный материал по теме «Витамины», рекомендуем составить краткий конспект для каждого витамина по следующей форме:

Все возможные названия витамина	Химические формы		Участие в обмене веществ	Специфические признаки недостаточности витамина в организме	Источники
В <sub>3</sub> (РР), ниацин, антипеллагрический, никотиновая кислота, никотинамид	Неактивная: поступает с кормом:  никотиновая кислота  никотинамид	Активная: кофермент над <sup>+</sup> (никотинадениндинуклеотид), кофермент дегидрогеназ	Переносит водород в биологических ОВР Участвует в матричном синтезе нуклеиновых кислот Влияет на процесс деления клеток; Является аллостерическим регулятором ряда ферментов энергетического обмена	Симметричные дерматиты на открытых участках кожи (пеллагра) Диарея, невриты Атрофия и болезненность языка	Отходы мукомольной промышленности: дёрть, отруби, дрожжи, шроты

## 2. Ферменты

**Ферменты, энзимы** – специфические белки всех живых клеток, играющие роль биологических катализаторов. С их помощью осуществляется обмен веществ и энергии в организмах. Открытие ферментов было связано с процессами, идущими с выделением газов (приготовление теста, вина и т. д.). Таким образом, это явление человек наблюдал и использовал тысячелетиями. Известно более 2000 ферментов.

*Отличие ферментативного катализа от неорганического:*

1. Ферменты действуют в мягких условиях организма (р, t°, рН).
2. Белки-ферменты чувствительны к денатурирующим агентам.
3. Для действия ферментов характерна высокая эффективность.
4. Активность ферментов контролируется (генетически на уровне строения и различными биорегуляторами).

5. В организме, как правило, действуют полиферментные (т. е. поликаталитические) системы, в результате чего достигается многоэтапное направленное превращение вещества с доступными для организма уровнями передачи энергии. Например, в пробирке происходит следующая реакция:  $\text{H}_2 + \text{O}_2 \rightarrow \text{H}_2\text{O} + \text{взрыв (гремучий газ)}$ ; в организме та же реакция, но за счет разбиения ее на фазы протекает без взрыва, а с запасанием энергии в виде аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ).

6. Для действия ферментов характерна специфичность: а) *абсолютная* – фермент катализирует превращение строго определенного вещества (уреаза расщепляет только мочевины на  $\text{CO}_2$  и  $\text{NH}_3$ ); б) *относительная* – фермент катализирует превращения одного типа связей в ряду близких по химическому строению веществ (например, липаза катализирует разрыв сложноэфирных связей независимо от типа радикала).

По строению ферменты-белки бывают простыми (целиком состоят из активного центра (АК) и сложными (содержат также небелковую группу). Для сложных белков-ферментов используют следующие обозначения: *апофермент* – полипептидная часть молекулы фермента; *кофактор* – небелковая часть сложного белка-фермента; *холофермент* – прочный природный комплекс апофермента и небелковой части; *простетическая группа* – прочно связанный с апоферментом кофактор (металлы и др.); *кофермент* – легко определяемый от апофермента, например диализом, кофактор. Апофермент всегда синтезируется в организме, кофакторы должны поступать с пищей.

Ферментативный катализ идет на поверхности фермента. Превращаемые вещества называются *субстратами*. Превращение субстрата происходит в области активного центра, который сформирован в третичной структуре большинства ферментов. У простых белков-ферментов активный центр образован сближенными в пространстве радикалами аминокислот первичной структуры. У сложных белков-ферментов здесь находятся кофакторы. В активном центре выделяют две части: якорная (радикалы аминокислот обеспечивают фиксацию субстрата) и каталитическая (радикалы аминокислот и кофакторы обеспечивают катализ). Помимо активного центра в молекуле фермента присутствует еще и аллостерический центр. Он представляет собой участок молекулы фермента, с которым связываются определенные, как правило, низкомолекулярные вещества (модификаторы), молекулы которых не сходны по строению с субстратом.

### Механизмы действия ферментов

Ферментативная реакция протекает в три стадии: 1) образуется фермент-субстратный комплекс:  $E+S \leftrightarrow ES$  – быстрая стадия, соответствующая фиксации субстрата на якорном участке активного центра. Ускорение реакции достигается за счет сближения и правильной ориентации субстратов относительно друг друга и увеличения их эффективной концентрации; 2) происходит химическая реакция через переходное состояние с образованием продукта реакции на поверхности фермента:  $ES \rightarrow EZ \rightarrow EP$  (где  $ES$  – комплекс фермента с субстратом,  $EZ$  – комплекс истинного переходного состояния,  $EP$  – комплекс между ферментом и продуктом реакции). Как правило, субстрат вступает во временные промежуточные реакции (взаимодействия) с определенными группами активного центра, в результате чего реакция требует более низкой энергии активации; 3) продукт отделяется, а фермент в неизменном виде может вновь вступать в катализ:  $EP \rightarrow E + P$ .

*Факторы, влияющие на скорость ферментативных реакций:*

1. *Концентрация субстрата.* При увеличении концентрации субстрата и постоянной концентрации фермента скорость реакции вначале увеличивается линейно, затем переходит в реакцию смешанного порядка и, достигнув максимума, превращается в реакцию нулевого порядка.

*Энергия активации* – это энергия, которая необходима для перевода всех молекул моля вещества в активированное состояние при данной температуре.

Таким образом, ферменты обладают высокой каталитической активностью, которая обусловлена снижением энергетического барьера – уменьшением энергии активации при образовании фермент-субстратного комплекса.

2. *Концентрация фермента.* При условии избытка скорость ферментативной реакции зависит от концентрации фермента. Эта зависимость подчиняется уравнению прямой.

3. *Температура.* Скорость химической реакции повышается в 2–4 раза при повышении температуры на 10 °С. Однако из-за белковой природы фермента повышение температуры приведет к тепловой денатурации молекул фермента. Поэтому оптимальная температура для ферментов растений составляет 45–50 °С, а для ферментов теплокровных приблизительно 37°С. Исключение: миокиназа мышц (выдерживает температуру 100 °С).

4. *pH среды.* Ферменты подобно всем белковым молекулам несут заряженные группы. Общий заряд белковой молекулы зависит от pH среды. Зависимость скорости ферментативной реакции от величины pH среды носит колоколообразный характер. Основное количество ферментов проявляет максимальную активность в узком диапазоне pH – оптимум pH. Для большинства из них оптимум pH составляет 7,4, однако для пепсина – 1,0–1,5, для трипсина – 8,6.

*Активаторы ферментов* – это вещества: 1) формирующие активный центр фермента (Co, Mg, Zn, Fe, Ca ); 2) облегчающие образование фермент-субстратного комплекса (Mg); 3) восстанавливающие группы (глутатин, цистеин); 4) стабилизирующие нативную структуру белка-фермента.

*Ингибиторы ферментов* – это соединения, которые, взаимодействуя с ферментом, препятствуют образованию нормального фермент-субстратного комплекса, уменьшая тем самым скорость реакции или прекращая ее. Ингибиторы делят на две группы: неспецифические, вызывающие денатурацию белка-фермента (соли тяжелых металлов, кислоты, щелочи и др.), их действие не связано с механизмами ферментативного катализа; специфические, действие которых связано с механизмами ферментативного катализа.

## Классификация ферментов

Ранее ферменты назывались по наименованию субстрата с добавлением суффикса *-аза*. Позже ферменты, катализирующие сходные реакции, получили название по типу реакции: дегидрогеназы, оксидазы, декарбоксилазы и др. Международный совет биохимиков предложил положить в основу наименования и классификации ферментов тип химической реакции и ее механизм.

Реакции и ферменты, их катализирующие, делят на шесть классов, каждый из которых состоит из 4–13 подклассов: оксидоредуктазы, трансферазы, гидролазы, лиазы, изомеразы, лигазы (синтетазы).

### 3. Обмен веществ и энергии. Биологическое окисление

Приступая к изучению отдельных тем динамической и функциональной биохимии, необходимо вспомнить строение и химические свойства органических веществ, механизмы основных реакций (гидролиза, гидратации, гидрирования, дегидрирования, этерификации и т. д.), что позволит более полно понять и осмыслить биологическое значение этих реакций и превращение веществ в метаболизме.

Приступая к изучению темы, необходимо четко усвоить, что основным объектом изучения динамической биохимии является обмен веществ, осуществляемый между живым организмом и окружающей средой через поступающие в организм вещества, их превращение и выведение в виде не востребованных конечных продуктов. Наличие такого обмена у живых организмов качественно отличает их от неживых тел. *Обмен веществ* – это комплекс биохимических превращений, состоящий из неразрывно связанных процессов анаболизма и катаболизма.

Соотношение химических реакций анаболизма и катаболизма в живом организме может изменяться в зависимости от физиологического состояния организма и влияния факторов внешней среды. Существуют общие тенденции изменения этого соотношения. Например, у растущих организмов реакции анаболизма преобладают над реакциями катаболизма, при различных патологиях смещение чаще идет в сторону процессов распада. Необходимо ориентироваться и учитывать эти изменения при изучении в дальнейшем метаболизма отдельных органов и тканей.

Основные биохимические реакции обмена веществ протекают на

клеточном уровне. Клетка является структурным элементом любого живого организма, и ей присущи две основные функции: обмен веществ и воспроизведение себе подобных. Обе функции обеспечиваются огромным числом химических реакций (окисление, восстановление, расщепление, объединение молекул, межмолекулярного и внутримолекулярного переноса атомных групп), скоординированных во времени и пространстве. Течение химических реакций осуществляется с помощью биокатализаторов белковой природы – ферментов. Ферментам отводится центральная роль в обмене веществ. Возможность подобной координации и регуляции реакций, зачастую противоположного характера, обусловлена компартментализацией, или разделением клетки на отделы и отсеки. Для более полного понимания этих процессов целесообразно ознакомиться со строением и специализацией клеточных органелл в обмене веществ, специфичной локализацией определенных ферментов.

В биохимии различают понятия «общий обмен» и «основной обмен». *Общий обмен* – это обмен углеводов, белков, липидов и других веществ. *Основной обмен* – это общий обмен, но минимальный по интенсивности, необходимый только для поддержания жизни в условиях абсолютного покоя.

В зоотехнии выделяют понятие *продуктивный обмен* – это общий обмен веществ, необходимый для поддержания жизни и производства продукции (молока, яиц, шерсти, наращивания мышечной и жировой ткани). Скармливание кормов сверх потребности на поддержание жизни и позволяет получить продукцию от животных.

Общий обмен веществ складывается из обменов отдельных веществ (витаминов, гормонов, микроэлементов, белков, жиров, углеводов и т. д.).

Следует обратить внимание на то, что отдельным видам животных присущ свой собственный тип обмена веществ, закрепленный генетически, но основные биохимические процессы (гликолиз, цикл трикарбоновых кислот,  $\beta$ -окисление жирных кислот и т. д.) удивительно одинаковы для большинства живых организмов.

Условно обмен веществ разделяют на несколько этапов:

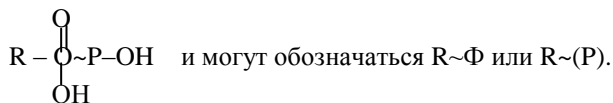
- 1) пищеварение;
- 2) всасывание и транспорт питательных веществ по всему организму;
- 3) промежуточный или внутриклеточный обмен;
- 4) выделение конечных продуктов обмена.

Промежуточный обмен веществ является основным объектом изучения в биохимии. При тканевом обмене образуется огромное количество промежуточных продуктов. Многие из них являются узловыми метаболитами. Это такие вещества, которые образуются как промежуточные или конечные продукты одних реакций и служат начальным субстратом для других метаболических путей. Например, активированная уксусная кислота (ацетил-КоА) является промежуточным продуктом окисления углеводов, но в случае необходимости организм может использовать ацетил-КоА как первоисточник в синтезе высших жирных кислот. Наличие узловых метаболитов выгодно для клетки и организма в целом, так как, потребляя с пищей, например, только углеводы, организм может синтезировать собственные жиры и белки.

Любая химическая реакция сопровождается поглощением или выделением энергии. Химические реакции, протекающие в живых клетках, не являются исключением и подчиняются основным законам термодинамики. Следовательно, обмен веществ неразрывно связан с сопутствующим ему обменом энергии. Энергия поглощается организмом из внешней среды в основном в форме энергии химических связей пищевых веществ. Далее она преобразуется в доступные для клетки формы и расходуется на обогрев тела, работу мышц, биосинтез собственных веществ, осмотическую работу. Обмену энергии следует уделить особое внимание, так как в зоотехнии разработана и используется система оценки энергетической питательности кормов и нормы кормления на основе обменной энергии. *Обменная энергия* – это часть свободной (потенциальной) энергии корма, которая используется организмом для обеспечения жизненных процессов и продуктивности. Органические вещества, содержащие много углерода и водорода и мало кислорода (жиры), обладают наибольшим запасом потенциальной энергии.

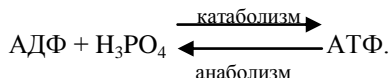
Энергия в организме выделяется постепенно и порциями в результате внутриклеточного окисления белков, жиров, углеводов. Выделяемая в результате окисления веществ энергия превращается в другие виды работы без промежуточного образования тепла, что очень важно для живого организма. Посредником между выделением энергии и использованием ее на физиологические нужды организма выступают вещества, запасующие выделяемую энергию в своих высокоэнергетических (макроэргических) связях. Считается, что примерно 50 % всей образующейся энергии рассеивается в виде тепла, 50 % используется на синтез макроэргических соединений (макроэргов). К макроэргам

относят молекулы, у которых величина стандартной свободной энергии ( $\Delta G^\circ$ ) гидролиза связей превышает  $21 \text{ кДж/моль}^{-1}$ . Как правило, такие вещества содержат высокоэнергетическую фосфатную группу



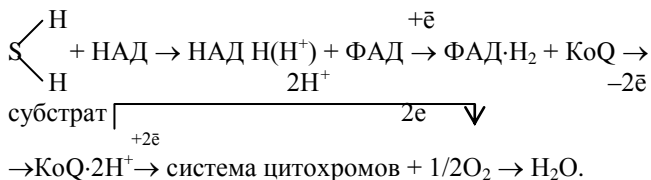
Из макроэргических соединений наиболее распространены ди- и трифосфаты (АТФ, ГТФ, ЦТФ, УТФ, АДФ, ГДФ, УДФ, ЦДФ), карбоксилфосфаты, фосфоамидные соединения, креатинфосфат, ацетил-КоА и т. д.

При изучении темы следует обратить внимание на то, что высокоэнергетические соединения не всегда могут отдавать энергию фосфатных связей напрямую низкоэнергетическим веществам при синтезе последних. Посредником в этом процессе выступает АТФ. Энергия окисления веществ используется для синтеза молекулы АТФ из аденозиндифосфата (АДФ) и  $\text{H}_3\text{PO}_4$ . Синтез и распад молекулы АТФ за счет энергии реакций анаболизма и катаболизма называют *аденилатной системой*:



Необходимо уметь выделять образование макроэргов при написании биохимических реакций.

*Биологическое окисление* – это совокупность окислительно-восстановительных реакций, происходящих в живых организмах и обеспечивающих их энергией и метаболитами. Разновидностью и основой биологического окисления является тканевое дыхание. Акцептором водорода в реакциях тканевого дыхания выступает кислород. Тканевое дыхание присуще всем живым клеткам. Поступающие в клетку вещества (субстраты) окисляясь могут терять два атома водорода в виде электронов и протонов или присоединять атомарный кислород. В первом случае работают дегидрогеназы, во втором – оксигеназы – ферменты класса оксидоредуктаз. Перенос атомов водорода в виде протонов и электронов на кислород осуществляет упорядоченная система ферментов, называемая дыхательной цепью ферментов, или редокс-цепью. Ферменты дыхательной цепи сконцентрированы во внутренней мембране митохондрий, и их работу рекомендуется представлять следующей схемой:



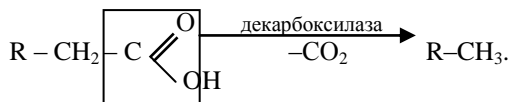
Ферменты дыхательной цепи используют четыре группы коферментов, их сокращенные названия и отражены в схеме.

При окислении субстратов в результате работы дыхательной цепи ферментов образуется один из трех основных конечных продуктов окисления – вода. В качестве окисляемых субстратов могут выступать ди- и трикарбоновые кислоты аэробного окисления углеводов (ЦТК), ацетил-КоА, глицерофосфат, α-аминокислоты и т. д.

Образующаяся вода называется эндогенной и может использоваться организмом в метаболических реакциях или выводиться из организма.

Доказано экспериментально, что с участием дыхательной цепи ферментов окисляется до 90 % субстратов, но существуют и другие пути окисления. Флавиновые ферменты (ФФ) более сильные окислители, чем пиридиновые дегидрогеназы, поэтому они могут передавать водороды непосредственно на кислород с образованием токсичной для клеток перекиси водорода (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) или, минуя пиридинзависимую дегидрогеназу, включаться в работу дыхательной цепи ферментов.

Второй конечный продукт окисления веществ – углекислый газ. Образуется в результате реакций декарбоксилирования карбоновых кислот:



Катализируют реакции декарбоксилирования ферменты класса лиаз, коферментом которых выступает тиаминпирозофосфат (ТПФ) – пирозофосфатный эфир витамина В<sub>1</sub>. В животных тканях наиболее распространено окислительное декарбоксилирование α-кетокислот, например, окислительное декарбоксилирование пировиноградной (ПВК) и α-кетоглутаровой при аэробном окислении углеводов. Необходимо выяснить механизм окислительного декарбоксилирования и какие конкретно коферменты (ТПФ, ЛК, HS-КоА, ФАД, НАД) принимают участие в этой реакции. Часть образующегося углекислого газа используется тканями как источник углерода, а основная масса выделя-

ется через легкие. В результате реакций биологического окисления в клетке создается наиболее важный для нее третий конечный продукт – энергия. Часть ее рассеивается в виде тепла, и этот процесс называется свободным окислением. Часть запасается и используется в реакциях синтеза и при выполнении физиологических функций. Запас энергии в виде макроэргических связей связан с процессами фосфорилирования.

В процессе окислительного фосфорилирования окисление субстратов идет различными путями и количество образующихся при этом молекул АТФ также различно.

Образование АТФ за счет энергии биологического окисления называется *окислительным фосфорилированием*. Биосинтез АТФ осуществляется из АДФ и активированного неорганического фосфата.

Существует несколько теорий окислительного фосфорилирования. Согласно химической теории сопряжение окисления и фосфорилирования обеспечивается посредством специальных переносчиков (НАД, убихиноны, витамины Е и К и др.).

Вначале первый переносчик восстанавливается; затем этот переносчик взаимодействует со вторым и третьим переносчиками, что приводит к его окислению и возникновению макроэргической связи между вторым и третьим переносчиками; последнее соединение вступает в реакцию с посредником; макроэргическое соединение взаимодействует с неорганическим фосфатом; активированный фосфат переносится в виде макроэргической связи на АДФ.

При **субстратном фосфорилировании** субстрат непосредственно соединяется с активированным фосфатом, что приводит к образованию между ними макроэргической связи.

Синтез АТФ в цепи осуществляется на трех участках. Первая молекула АТФ образуется при переносе электронов от восстановленных форм никотинамидных коферментов на флавиновые коферменты, вторая – от восстановленного цитохрома *b* на цитохром *c*. Третья молекула АТФ образуется в результате переноса пары электронов от цитохрома *c* на цитохромоксидазу.

**Макроэргические соединения** – это высокоэнергетические соединения, имеющие в своем составе высокоэнергетическую фосфорильную группу. К ним относятся креатинфосфат, ацетил сукцинил-КоА, фосфопировиноградная кислота и др.

Основа биологического окисления – тканевое дыхание, представляющее собой совокупность окислительно-восстановительных реакций, связанных с потреблением организмом кислорода, освобождением химической энергии, выделением углекислого газа и воды.

При анаэробном и аэробном окислении свободная энергия окислительно-восстановительных реакций аккумулируется в виде АТФ.

Гиалоплазма клетки содержит ферменты гликолиза и гликогенолиза, здесь и происходит анаэробное окисление субстратов. В матриксе митохондрий сконцентрированы ферменты цикла трикарбоновых кислот и окисления жирных кислот.

Тканевое дыхание осуществляется дыхательной цепью поэтапно. В частности, молочная кислота дегидрируется ЛДГ и превращается в пировиноградную, яблочная МДГ в ЦУК. Молекула дегидрогеназы состоит из простого белка и кофермента – НАД и НАДФ. Кофермент способен взаимодействовать с отщепленным атомом водорода, восстанавливаться и передавать его на другие акцепторы. Затем атомы водорода переносятся на молекулу флавинового фермента или ФАД. Они окисляют восстановленные формы НАД и НАДФ и переносят атомы водорода на следующее звено, которым является убихинон, который, присоединяя отщепленный атом водорода, восстанавливается и окисляет флавиновые ферменты.

Далее протоны переходят в окружающую среду, а электроны поступают в цитохромную систему. Она принимает электроны последовательно на цитохромы. Цитохромаксидаза передает электроны молекулярному кислороду, активируя его. Кислород взаимодействует с ионами водорода, образуя воду.

**Кофермент** – это кофактор органической природы, необходимый для деятельности многих ферментов. Часто в состав коферментов входят витамины.

Примеры коферментов:

- 1) НАД и НАДФ (анаэробная дегидрогеназа). Участвует в переносе протонов водорода. Содержит витамин РР;
- 2) липоевая кислота. Входит в состав оксидаз;
- 3) коэнзим А. Входит в состав трансфераз, участвующих в переносе и превращении остатков жирных кислот (ЖК);
- 4) кофермент В<sub>12</sub>. Участвует в переносе метильных групп.

#### 4. Гормоны

**Гормоны** – это биологически активные вещества, вырабатываемые в небольших количествах клетками внутренних (эндокринных) желез и выделяемые непосредственно в кровь. В организме выполняют роль регуляторов и координаторов метаболических процессов.

Действие механизма регуляции обмена веществ обеспечивается двумя неразрывно связанными системами: центральной нервной системой (ЦНС) и системой эндокринных желез. Отсюда и название – нейрогуморальный механизм регуляции обмена веществ. В общем случае представить этот механизм можно с помощью следующей схемы:



Главная роль в нейрогуморальной регуляции обмена веществ отводится ЦНС – она непосредственно влияет на деятельность эндокринных желез через сеть нервных окончаний.

Внутренние железы и их секреты образуют гормональную систему, контролирующую деятельность непосредственно органов и тканей и оказывают влияние на ЦНС. Связующим звеном между ЦНС и гормональной системой является гипоталамус и гипофиз – железы внутренней секреции, являющиеся частью головного мозга.

Поступление гормонов в кровь постоянно меняется под действием внутренних, внешних факторов и импульсов нервной системы. Регулирующее действие гормонов проявляется в изменении активности ферментов, которые в свою очередь отвечают за течение биохимических реакций. Регуляция может быть срочной (мгновенной). В этом случае активизируются уже имеющиеся в клетке ферменты (путь 2 в схеме).

Регуляция может быть длительной (хронической). В этом случае гормон оказывает влияние на биосинтез новых ферментов при участии генов (путь 1 в схеме). Витамины включаются в эту схему как небелковая часть (кофактор) при синтезе двухкомпонентных (сложных) ферментов.

Регулирующее действие гормонов может осуществляться и другими путями.

1. Гормоны могут стимулировать деятельность коферментов, активаторов и ингибиторов белковой природы и тем самым не напрямую, а косвенно регулировать активность ферментов.

2. Гормоны способны изменять проницаемость клеточных мембран. Например, инсулин является репрессором синтеза ферментов глюкозогеназы и гликогенсинтетазы и в то же время изменяет проницаемость клеточных мембран, открывая возможность перехода глюкозы из крови в клетки, снижая ее уровень в крови. Гормоны коркового слоя надпочечников, изменяя проницаемость мембран, влияют на межклеточное перераспределение электролитов в тканях.

Классифицируют гормоны по месту синтеза, характеру и механизму действия, химической природе.

## 5. Обмен углеводов

Основные углеводы животных, их содержание в тканях, биологическая роль. Все углеводы условно делятся на две группы:

1. Углеводы с преимущественно энергетической функцией. Глюкоза при полном окислении 1 молекулы дает 38 молекул АТФ. Из глюкозы образуются все другие углеводы организма. Гомополисахариды (крахмал – в растениях, гликоген – в животных клетках) несут резервную функцию.

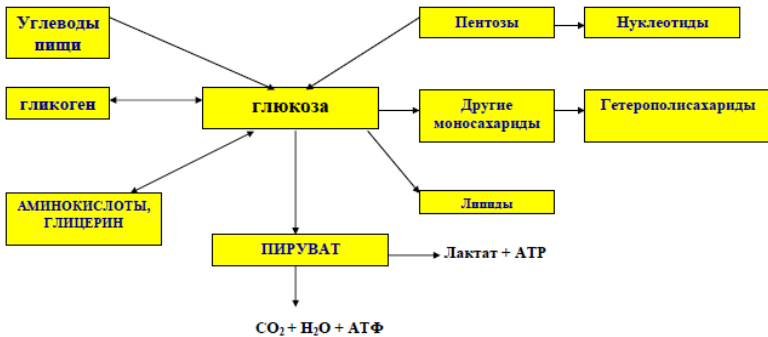
2. Углеводы с преимущественно структурной функцией. Гликопротеиды и гликолипиды входят в состав мембран клеток и участвуют в специфических взаимодействиях (рецепторы).

Глюкоза является основным метаболитом углеводного обмена. Основные источники глюкозы: 1) пища; 2) распад резервного полисахарида гликогена; 3) синтез глюкозы из неуглеродных предшественников (аминокислот).

Основные пути расходования глюкозы: 1) образование энергии при аэробном и анаэробном окислении глюкозы; 2) превращение в другие моносахариды; 3) превращение в гликоген и гетерополисахариды; 4) превращение в жир, некоторые аминокислоты и др.

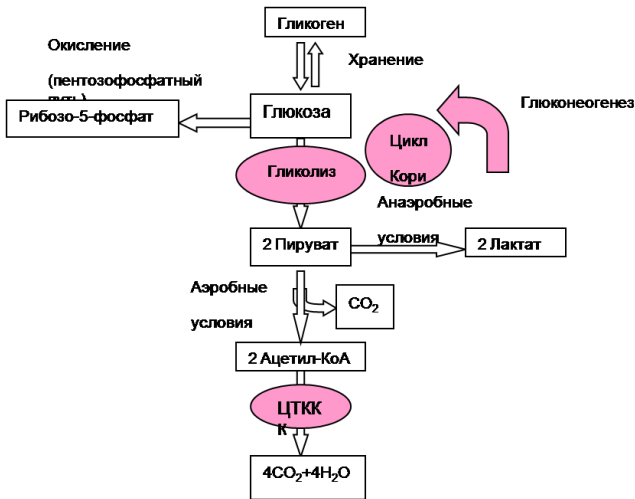
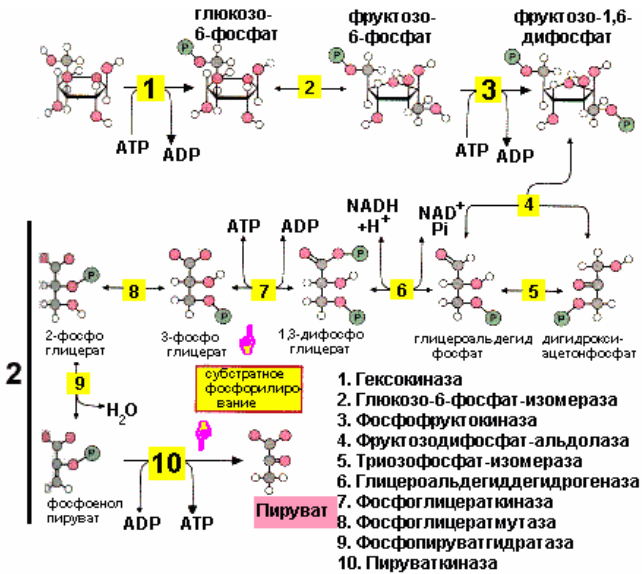
### Метаболизм глюкозы

- Катаболизм глюкозы – гликолиз;
- Синтез глюкозы – глюконеогенез;
- Депонирование и распад гликогена;
- Синтез пентоз – пентозофосфатные пути.



## Биосинтез гликогена

Если для синтеза гликогена источником служит глюкоза, этот процесс называется *гликогенез*. Если другие соединения – глюконеогенез.



Роль печени:

- 1) биосинтез и расщепление углеводов (депо);
- 2) поддержания в организме определенного содержания глюкозы;
- 3) ресинтез гликогена;
- 4) источник энергии.

Гликоген – источник химической энергии и регулятор осмотического давления.

Расщепление гликогена осуществляется двумя путями: фосфоролитом и гидролизом. В тканях и клетках основными энергетическими превращениями углеводов являются: анаэробное расщепление, цикл трикарбоновых кислот (ЦТК) и пентозофосфатный путь (ПФП).

*Анаэробный распад глюкозы (гликолиз) или гликогена (гликогенолиз)* – анаэробный распад гликогена. Гексозы в виде глюкозы в анаэробных условиях через ряд реакций превращаются в две молекулы молочной кислоты, в результате образуется две молекулы АТФ. А при гликогенолизе из одной молекулы глюкозы образуется три молекулы АТФ.

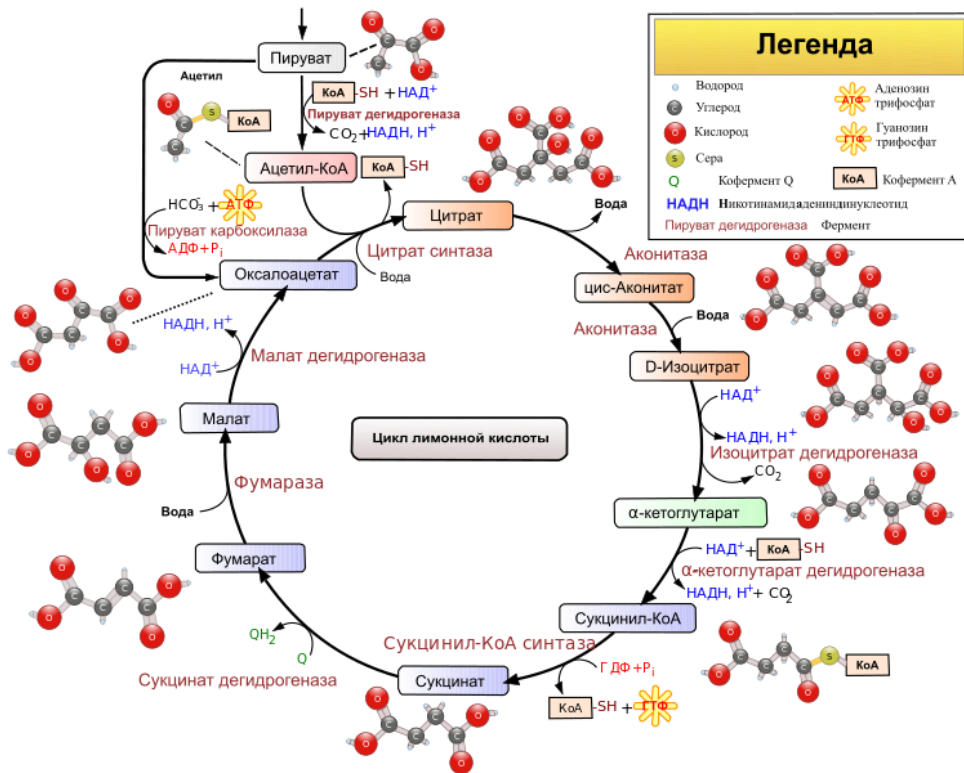
Первый этап аэробного окисления – аэробный гликолиз – полностью повторяет механизмы гликолиза, включая образование пировиноградной кислоты.

Второй этап дыхания – это ЦТК. На этом этапе образовавшаяся пировиноградная кислота превращается специфическим путем в углекислый газ и воду с образованием АТФ. При дыхании пировиноградная кислота через процессы декарбоксилирования превращается в ацетил-КоА, который включается в ЦТК.

Аэробное расщепление углеводов в основном локализовано в гиалоплазме, поэтому реакции клеточного дыхания преимущественно протекают в митохондриях.

*Цикл трикарбоновых кислот* – один из важнейших катаболических процессов аэробных организмов. Вместе с тем в ЦТК образуется много промежуточных продуктов обмена, которые могут использоваться организмом для биосинтеза органических веществ. Так, ацетил-КоА используется не только в энергетическом обмене, но и для синтеза ЖК, холестерина, ацетилхолина.

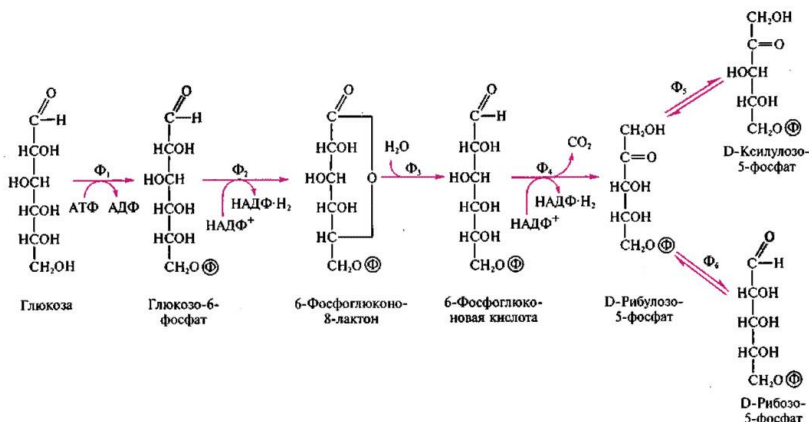
Пировиноградная кислота, ЩУК и кетоглутаровая кислота в процессах переаминирования служат для образования аминокислот: Ала, Асп, Глу. В свою очередь, кетокислоты образуются в процессах дезаминирования и переаминирования приведенных аминокислот.



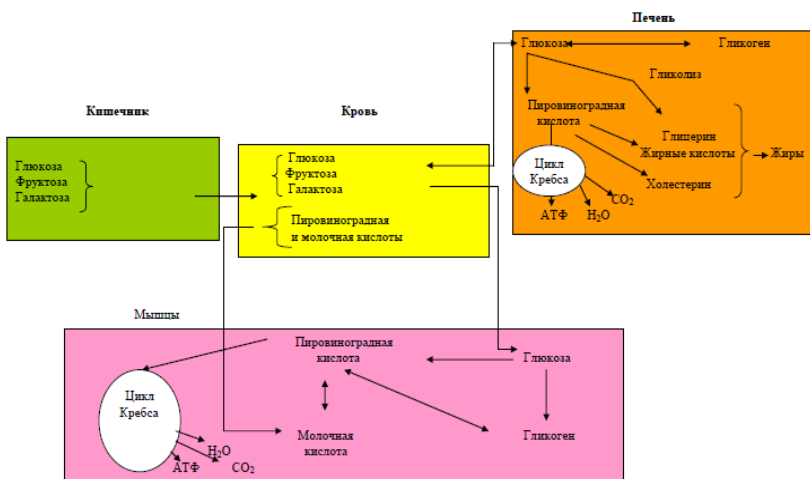
Таким образом, из 1 молекулы глюкозы образуется 38 молекул АТФ (2 – анаэробное окисление, 6 – окисление НАД и 30 – за счет ЦТК).

*Пентозофосфатный путь* – это цепь последовательных химических превращений углеводов, в результате которой в тканях и клетках освобождается энергия и образуются пентозы, необходимые для синтеза нуклеиновых кислот, нуклеотидов и коферментов.

Пентозному пути принадлежит важная роль в синтезе жиров.



### Схема усвоения углеводов в организме

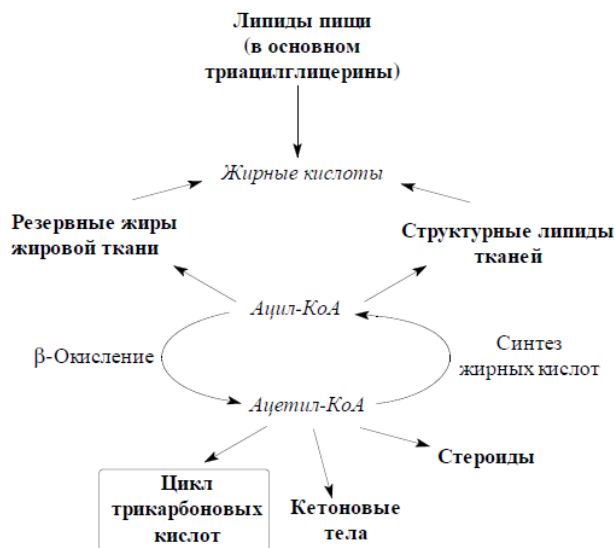


## 6. Обмен липидов

**Липиды** – это группа соединений, нерастворимых в воде, но растворимых в органических растворителях.

Липиды делят на две группы: неомыляемые (не содержат жирных кислот) и омыляемые. К неомыляемым относятся стероиды, каротиноиды и терпеноиды. Омыляемые липиды делятся на простые и сложные. К простым относятся жиры – триацилглицерины (резерв энергии) и воски – эфиры одноатомного спирта с жирной кислотой. Сложные липиды делят на фосфолипиды и гликолипиды. Жирные кислоты могут быть насыщенными и ненасыщенными.

**Функции липидов:** 1) пластическая – липиды входят в состав мембран и определяют их свойства (проницаемость, жидкость и др.); 2) энергетическая – липиды служат энергетическим материалом для организма; при окислении 1 г жира выделяется 39 кДж моль энергии, что в два раза больше, чем при окислении 1 г белков или углеводов; липиды – долгосрочный резерв энергии; 3) защитная – липиды предохраняют тело и органы от механического повреждения и сохраняют тепло; 4) регуляторная (стероидные гормоны); 5) эмульгирование жиров (пищеварение), стабилизация липидсодержащих жидкостей (желчь).



## Окисление жирных кислот

Окислительное превращение жирных кислот осуществляется во всех живых организмах. Известно три типа окислительных превращений:  $\alpha$ -окисление,  $\beta$ -окисление,  $\omega$ -окисление.

Процесс  **$\beta$ -окисления** жирных кислот, являющийся главным поставщиком энергии, активно протекает в печени, почках, сердечной и скелетной мышцах. Ферменты, катализирующие реакции  $\beta$ -окисления, локализованы в митохондриях клетки.

При  $\beta$ -окислении в каждом цикле жирная кислота укорачивается на два углеродных атома, образуя ацетил-КоА.

Ацетил-КоА, образующийся при  $\beta$ -окислении, служит субстратом для трех важнейших метаболических путей: 1) окисление в ЦТК; 2) биосинтез жирных кислот; 3) образование кетоновых тел.

Окисление жирных кислот – очень важный процесс для высших животных и растений, организм которых может запасать и хранить значительные количества нейтральных жиров в качестве резервного топлива. В норме человек запасает в виде жиров в 50 раз больше энергии, чем в виде полисахарида гликогена.

### Пути обмена жирных кислот



Жиры являются наиболее компактной формой запасаания энергии и могут накапливаться в организме в неограниченном количестве. Жир характеризуется высокой калорийностью (примерно 38 кДж/г) и сохраняется в практически безводной форме в виде внутриклеточных

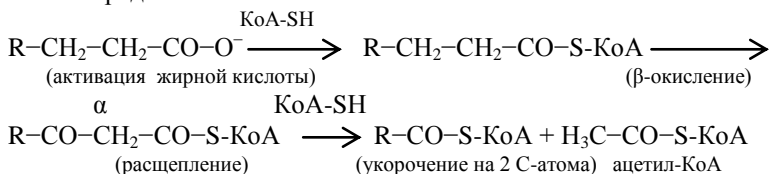
жировых капелек, тогда как гликоген или крахмал (калорийность 17 кДж/г) слишком сильно гидратированы и поэтому не могут храниться в столь концентрированной форме. У позвоночных, по меньшей мере, половина энергии, поставляемой окислительными процессами, обеспечивается за счет окисления жирных кислот. У голодающих животных жир является по существу единственным источником энергии.

Наиболее важным процессом окисления жирных кислот является так называемое  $\beta$ -окисление, которое происходит при участии коэнзима А (сокращенно КоА-SH). Этот кофермент участвует в биохимических реакциях переноса ацильной группы  $\text{CH}_3\text{CO}$  и образует при биосинтезе большинства классов природных соединений интермедиат – ацетилкоэнзим А (сокращенно ацетил-КоА, или КоА- $\text{SCOCH}_3$ ), который является продуктом ацилирования коэнзима по свободной SH-группе.

Поступающий в организм жир сначала подвергается гидролизу для выделения жирных кислот, затем с помощью водорастворимых белков (сывороточного альбумина) последние доставляются кровью к клеткам. Освободившись от белка, они проходят сквозь клеточные мембраны в цитозоль. Кроме этого в самом цитозоле есть триацилглицериды, которые расщепляются под действием липаз до свободных жирных кислот и глицерина. Затем свободные жирные кислоты с помощью специальных ферментов, находящихся на поверхности клеточных мембран митохондрий, проникают внутрь митохондрий (в митохондриальный матрикс), где и осуществляется их аэробное окисление до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ . Ферменты, участвующие в переносе жирных кислот, (ацил-КоА-синтазы) катализируют реакцию, в ходе которой возникает связь между остатком жирной кислоты и атомом серы КоА-SH и образуется высокоэнергетическое производное жирной кислоты, гидролиз которого до свободной кислоты так же, как и гидролиз ацетилкоэнзима А, сопровождается выделением энергии (примерно 31 кДж/моль). Поэтому эта стадия носит название *активация жирной кислоты*.

Для превращения кислоты в активированную форму расходуется энергия аденозинтрифосфата АТФ – нуклеотида, содержащего остатки аденозина (аденин + рибоза) и трифосфатную группу, в которой имеются две высокоэнергетические связи. Реакции разрыва этих связей сопровождаются выделением большого количества энергии (примерно 31 кДж/моль в расчете на одну связь).

В ходе процесса окисления жирные кислоты и их метаболиты находятся в активированной форме. В общем виде последовательность ферментативных реакций на первом этапе окисления жирных кислот можно представить так:



Процесс  $\beta$ -окисления является последовательностью ферментативных реакций: дегидрирования, гидратации и собственно окисления.

За одну стадию окисления цепь атомов углерода жирной кислоты укорачивается на две единицы (отщепляется ацетил-CoA) через промежуточное образование  $\beta$ -кетоацетил-CoA, именно поэтому весь процесс называется  $\beta$ -окислением. Когда остается четырехуглеродный остаток жирной кислоты (ацетоацетил-CoA), то из него в результате реакции расщепления образуются две молекулы ацетил-CoA. На втором этапе окисления ацетильная группа ацетил-CoA окисляется до углекислого газа и воды, а энергия активированных связей ацетил-CoA переходит в энергию активированных связей АТФ. В результате весь процесс окисления жирных кислот сопровождается образованием АТФ: при окислении одной молекулы пальмитиновой кислоты генерируется 129 богатых энергией фосфатных связей, суммарная энергия которых равна примерно 3935 кДж. Поскольку свободная энергия сгорания пальмитиновой кислоты составляет 9791 кДж/моль, то на долю энергии, запасаемой в виде фосфатных связей, приходится около 40 %. Следует однако отметить, что такое высокоэнергетическое вещество, как АТФ, не накапливается в организме в значительных количествах, поскольку быстро гидролизует, обеспечивая его энергетические потребности.

Транспорт жирных кислот из цитоплазмы митохондрии происходит с помощью переносчика. Такую роль выполняет карнитин.

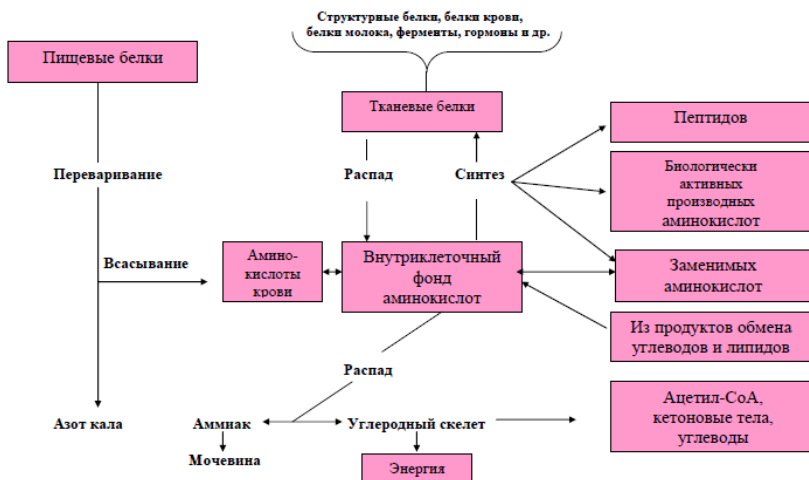
**$\alpha$ -окисление.** Окисление высокомолекулярных жирных кислот с образованием  $\alpha$ -окислослот представлено в микросомах мозга, а также в растительных тканях.



белков и всасывание аминокислот; 2) внутриклеточный протеолиз белков; 3) образование заменимых аминокислот.

Пути потребления аминокислот: 1) синтез пептидов и белков (основной путь); 2) синтез небелковых азотсодержащих соединений (пуринов, НАД и т. д.), медиаторов (ацетилхолина), тканевых биорегуляторов (гистамина, серотанина); 3) синтез углеводов (гликонеогенез) с использованием углеродных скелетов аминокислот; 4) синтез липидов с использованием ацетильных остатков углеродных скелетов аминокислот; 5) окисление до конечных продуктов с выделением энергии.

### Общая схема обмена белков в организме

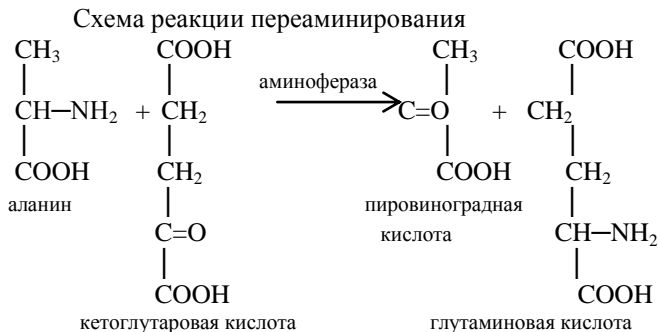


Поскольку аминокислоты являются главным источником азота для азотсодержащих соединений, они определяют состояние азотистого баланса организма. Азотистый баланс – это разность между азотом, вводимым с пищей, и теряемым с выделениями. Возможно три варианта: 1) азотистое равновесие: азот вводимый = азоту теряемому (зрелый возраст); 2) положительный азотистый баланс: азот вводимый > азота теряемого (рост); 3) отрицательный азотистый баланс: азот вводимый < азота теряемого (старение).

*Типичные реакции обмена α-аминокислот* как бифункциональных соединений, являются общими для различных аминокислот: 1) по аминной группе – реакции трансаминирования и дезаминирования;

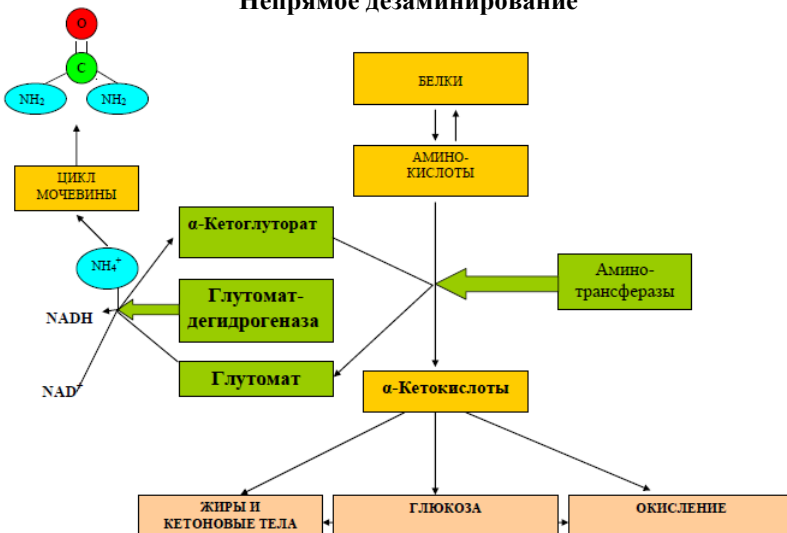
2) по карбоксильной группе – реакции декарбоксилирования. Реакции по радикалу являются специфичными для каждой аминокислоты.

**Трансаминирование** – это реакции межмолекулярного переноса аминогруппы от аминокислоты на кетокислоту без промежуточного образования аммиака.

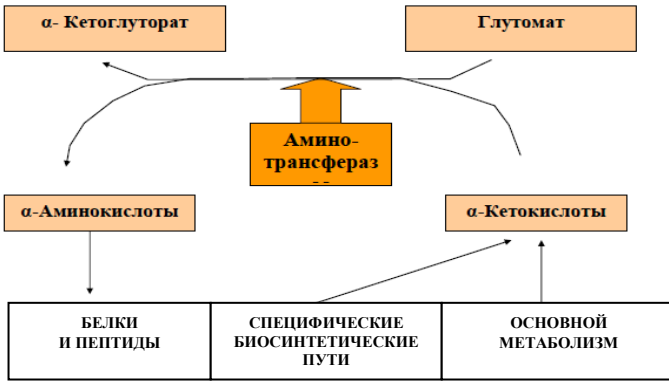


Таким образом, роль трансаминирования состоит в следующем: 1) образование заменимых аминокислот; 2) накопление  $\alpha$ -аминогрупп в форме одной аминокислоты – глутаминовой кислоты. Реакции, катализируемые аминотрансферазой, как правило, являются пунктами переключения метаболических превращений.

### Непрямое дезаминирование



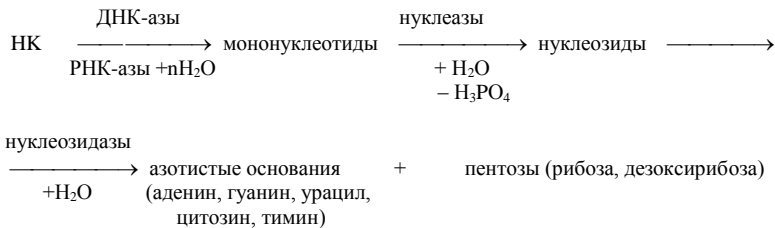
## Трансаминирование



## 8. Обмен нуклеиновых кислот

Значение нуклеиновых кислот (НК) для живого организма определяется такими основными функциями, как хранение и передача наследственности, участие в биосинтезе белка.

По химическому составу различают дезоксирибонуклеиновые кислоты (ДНК) и рибонуклеиновые кислоты (РНК). Обычно в живых клетках НК входят как простетическая группа в состав сложных белков нуклеопротеидов. Нуклеопротеиды, попадая в составе пищевых веществ в ЖКТ, подвергаются поэтапному гидролизу при участии ферментов панкреатического и кишечных соков. Отщепление НК от белка происходит частично в желудке и заканчивается в кишечнике при участии пепсина и трипсина. В кишечнике свободные НК расщепляются по следующей схеме.



В результате расщепления НК в ЖКТ образуются азотистые основания, пентозы и ортофосфорная кислота. Обратите внимание на отличие в строении ДНК и РНК. Всасываться могут не только продукты глубокого гидролиза, но частично мононуклеотиды и нуклеозиды. Всасавшиеся продукты распада НК используются тканями как пластический и энергетический материал.

Распад НК в тканях происходит примерно по той же схеме, что и в ЖКТ, но уже с участием тканевых ферментов. Рибоза и ортофосфорная кислота могут включаться в реакции, характерные для обмена этих веществ. Образующиеся пуриновые и пиримидиновые основания ядовиты и обезвреживаются в основном в печени и меньшей степени в других органах. Обезвреживание азотистых оснований имеет свои особенности и зависит от того, в каком виде находится в них азот: в виде аминогруппы или в составе гетероцикла. При этом образуются гипоксантин, ксантин, мочевая кислота, алантоин,  $\beta$ -аланин,  $\beta$ -аминоизомасляная кислота, свободный аммиак, углекислый газ.

## 9. Взаимосвязь обмена углеводов и липидов

Обмен веществ – основное свойство живых организмов. У всех организмов, от самых примитивных до самого сложного – человеческого организма, обмен веществ и энергии – основа жизни. В организме животных, в его органах, тканях, клетках идет непрерывный процесс соиздания, образования сложных веществ из более простых. Одновременно с этим происходит распад, окисление сложных органических веществ, входящих в состав клеток организма. Работа органов сопровождается непрерывным их обновлением: одни клетки погибают, другие их заменяют. Рост, обновление клеток организма возможны только в том случае, если в организм непрерывно поступают кислород и питательные вещества. Питательные вещества – тот строительный материал, из которого строится организм. Для построения новых клеток организма, их непрерывного обновления, для работы таких органов, как сердце, желудочно-кишечный тракт, дыхательный аппарат, почки и т. д., а также совершения работы нужна энергия. Эту энергию организм получает при распаде и окислении в процессе обмена веществ. Таким образом, питательные вещества, поступающие в организм, служат не только пластическим, строительным материалом, но и источником энергии, так необходимой для жизни.

Под *обменом веществ и энергии* (метаболизмом) понимают сово-

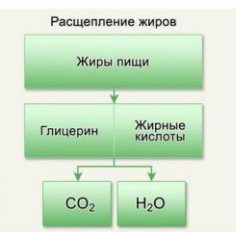
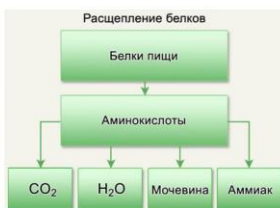
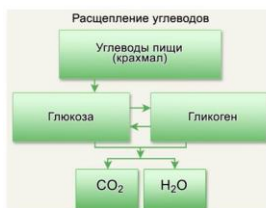
купность протекающих в живых организмах биохимических превращений веществ и энергии, а также обмен веществами и энергией с окружающей средой. Обмен веществ представляет собой единство двух процессов – анаболизма и катаболизма. В результате процессов *анаболизма* сравнительно простые вещества, поступаая в клетки, подвергаются химическим превращениям с участием ферментов и превращаются в вещества самого организма. *Катаболизм* – распад сложных органических веществ, входящих в состав клеток организма. Часть продуктов распада вновь используется организмом либо выводится наружу. Процесс катаболизма также идет при участии ферментов. В результате процессов катаболизма высвобождается энергия. Именно за счет этой энергии строятся новые клетки, обновляются старые, работает сердце, совершается физическая работа. Процессы анаболизма и катаболизма неотделимы друг от друга. При усилении процессов анаболизма, особенно при росте молодого организма, значительно усиливаются и процессы катаболизма.

Обмен веществ складывается из химических превращений различных по природе веществ. Но можно назвать несколько общих направлений метаболизма: генерация энергии и восстановленных эквивалентов, образование строительных блоков для биосинтеза.



Углеводы в организме могут синтезироваться из жиров. Этот процесс имеет особое значение для животных, которые впадают в зимнюю спячку. Запасы жира у них к моменту спячки достигают 50 % общей массы. Под влиянием клеточных липаз жир гидролизуется. Глицерин окисляется в глицериновый альдегид, который фосфорилируется и может служить источником образования глюкозы и гликогена. Из высших жирных кислот при  $\beta$ -окислении образуется ацетил-КоА, из него – другие вещества. Из глюкозы образуется гликоген. Углеводы служат источником образования жиров. При откорме свиньи за 3 месяца из углеводов может образовываться до 22 кг жира. Следующим звеном в переходе углевода в жиры служит ацетил-КоА. Глицерин образуется из 3-фосфоглицеринового альдегида или фосфодиоксиацетона. Высшие жирные кислоты синтезируются из ацетил-КоА. В дальнейшем из глицерина и ВЖК синтезируется молекула нейтрального жира.

### Взаимосвязь обмена белков и углеводов



Главным посредником в обмене белков и углеводов является пировиноградная кислота. Она используется в тканях для биосинтеза аминокислот – аланина, валина и лейцина (ключевым продуктом обмена является ацетил-КоА, из которого могут образовываться аланин, фенилаланин, тирозин, триптофан, гистидин и др.). При ее карбоксили-

ровании образуется щавелевоуксусная кислота, из которой образуются аспарагиновая кислота, треонин, метионин, изолейцин и лизин. В ходе функционирования цикла трикарбонных кислот возникает  $\alpha$ -кетоглутаровая кислота, которая дает глутаминовую и т. д.

Предшественник пировиноградной кислоты – 3-фосфоглицериновая кислота – представляет исходное соединение для синтеза серина, глицина, цистина и цистеина.

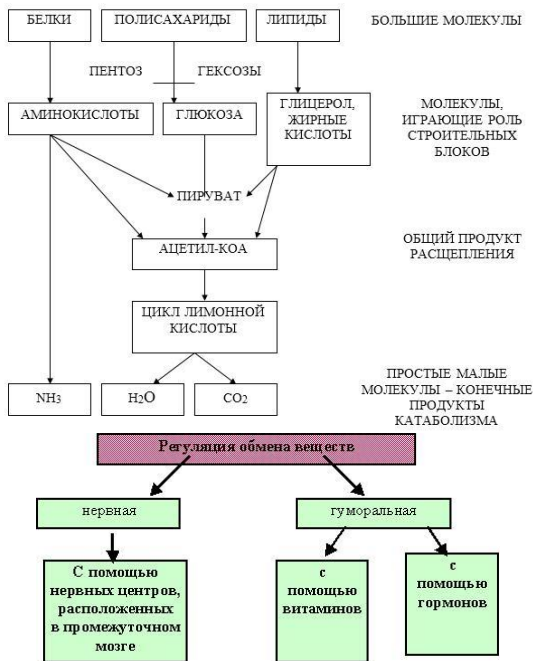
Возможен и обратный процесс. Аминокислоты содержат в своем составе трехуглеродный скелет, из которого в процессе распада возникает пировиноградная кислота или ее производные. Таким образом, большинство аминокислот в организме может служить источником для образования пировиноградной кислоты. От последней несложен переход к углеводам.

Между углеводным и белковым обменами существует взаимосвязь через общие метаболические пути превращения.

#### *Взаимосвязь обмена белков и липидов*

Основным продуктом распада липидов, в частности высших жирных кислот (ВЖК), возникающих при гидролизе глицеридов, фосфолипидов, стеридов, является ацетил-КоА. Включаясь в цикл трикарбонных кислот, он обеспечивает синтез  $\alpha$ -кетоглутаровой кислоты. Ацетил-КоА служит для воспроизводства в организме щавелевоуксусной, а из нее пировиноградной кислоты. Из обеих кетокислот также синтезируются аминокислоты в реакциях трансаминирования и восстановительного аминирования. Обмен глицерина, освобожденного при гидролизе глицеридов, через углеводы ведет к синтезу аминокислот гистидина, фенилаланина, тирозина и триптофана.

За счет распада белков возможен синтез липидов. При распаде аминокислот образуется пировиноградная кислота. При ее окислительном декарбоксилировании возникает ацетил-КоА – исходное вещество для синтеза ВЖК. Пировиноградная кислота может также превратиться в фосфоглицерин в результате обращения реакции распада углеводов.



### 3. ЗАДАНИЯ И УКАЗАНИЯ ПО ИХ ВЫПОЛНЕНИЮ

Выяснение обменных процессов в организме животных, птиц и рыб позволит выработать приемы регулирования, интенсивного выращивания, использования биологического объекта. Это связано с тем, что продуктивные и племенные качества обуславливаются уровнем биохимических процессов в организме. В связи с этим возрастает значимость изучения органической и биологической химии, так как индивидуальные характеристики животных, птиц и рыб по взаимосвязи хозяйственных показателей с уровнем в организме (например, в крови) тех или иных органических соединений могут быть использованы как тесты для прогнозирования их продуктивности. Это, в свою очередь, позволит вести эффективную и целенаправленную селекционную работу.

Приступая к изучению дисциплины, целесообразно вначале ознакомиться с программой, а затем с материалом, изложенным в учебнике. Для основательного освоения материала рекомендуется конспекти-

ровать отдельные положения, формулировки, выводы и тренироваться в написании строения формул органических веществ и уравнений реакций.

Органическая химия является фундаментом для последующего освоения материала по биохимии. Поэтому, чтобы приобрести знания по биологической химии, студенту, прежде всего, необходимо хорошо знать теоретические основы органической химии, строение и свойства органических соединений.

Знание строения и химических свойств органических веществ, механизмов основных реакций (гидролиза, гидратации, гидрирования, дегидрирования, этерификации и т. д.) позволяет более полно понять и осмыслить биологическое значение этих реакций и превращение веществ в метаболизме.

Изучаемые по биохимии темы имеют профессиональную направленность, что помогает сформировать у студентов биологическое мышление и позволяет получить базовые знания для освоения дисциплин профессионального цикла: кормления, разведения сельскохозяйственных животных, ветеринарии, зоогигиены. Биологическую химию условно делят на три части – статическую, динамическую, функциональную. Согласно программе статическая биохимия изучает строение, физико-химические свойства и поведение в живом организме витаминов, ферментов и гормонов. Динамическая химия рассматривает вопросы обмена веществ между окружающим миром и живым организмом, превращения этих веществ внутри организма. Особое внимание уделяется изучению основных путей превращения белков, жиров и углеводов, образованию ключевых метаболитов и взаимосвязи обмена отдельных веществ, процессам окисления веществ, связанных с запасанием энергии в связях макроэргических соединений. Функциональная биохимия рассматривает аспекты метаболизма, связанные с физиологическими функциями организма.

### **Методика выполнения заданий**

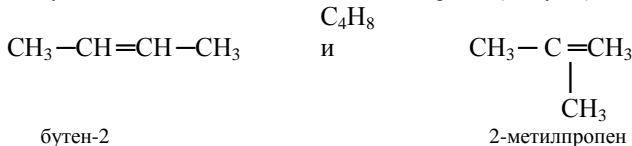
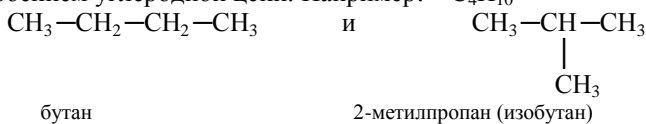
*Задание 1.* Рассмотрите виды изомерии органических соединений на конкретных соединениях. Назовите соединения по международной номенклатуре.

*Ответ.* Явление, при котором вещества (изомеры) имеют одинаковый химический состав, но разное строение молекул, называется изо-

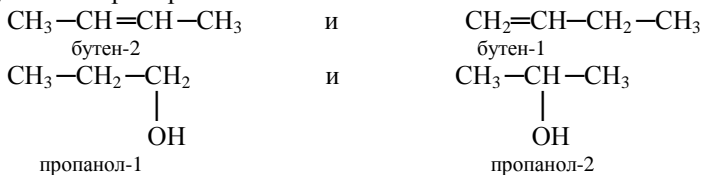
мерией. Все изомеры можно подразделить на две группы: структурные и пространственные.

**Структурная изомерия.** Изомеры, молекулы которых отличаются порядком и кратностью соединения атомов, называются *структурными*. Структурные изомеры могут переходить друг в друга только при расщеплении и образовании новой связи между атомами в молекуле. Рассмотрим важнейшие виды структурной изомерии.

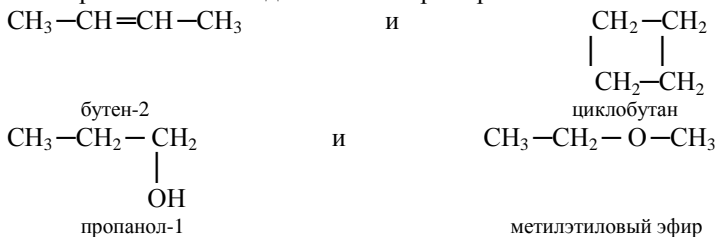
*Изомерия углеродного скелета (цепи).* Молекулы различаются строением углеродной цепи. Например:  $C_4H_{10}$

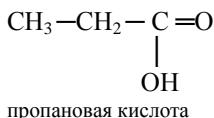


*Позиционная изомерия.* Молекулы веществ различаются положением кратных связей (двойной, тройной) или иной функциональной группы. Например:

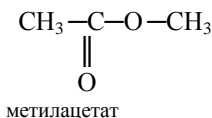


*Межклассовая изомерия.* Это наиболее распространенный вид изомерии. Молекулы межклассовых изомеров принадлежат к разным классам органических соединений. Например:





и



**Пространственная изомерия.** Изомеры, имеющие одинаковую молекулярную формулу, но различающиеся расположением атомов в пространстве, называются пространственными, или стереоизомерами.

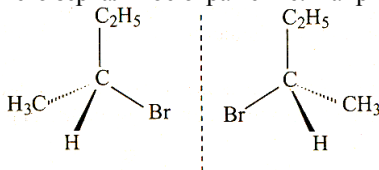
*Конфигурационная изомерия.* Молекулы конфигурационных изомеров имеют устойчивое расположение атомов или групп атомов в пространстве. Они не переходят друг в друга при вращении вокруг простых связей. Различают два вида конфигурационной изомерии: *геометрическую* и *оптическую*.

*Геометрическая изомерия* может иметь место, если молекула содержит двойную связь или цикл.

Для обозначения геометрических изомеров используется цис-транс-номенклатура. Конфигурацию двойной связи, у которой одинаковые заместители расположены по одну сторону от линии двойной связи, обозначают префиксом *цис-*, а его изомера – *транс-*:



*Оптическая изомерия.* Простейшим случаем существования оптических изомеров является несовпадение двух молекул, относящихся друг к другу как предмет и его зеркальное отражение. Например:



Для обозначения оптических изомеров используется D, L-номенклатура, где в качестве стандарта взяты оптические изомеры глицеринового альдегида. Конфигурацию одного из изомеров обозначили буквой D, а второго – L. Альдозы и кетозы содержат асимметрические атомы углерода. Для них характерно большое количество стереоизомеров ( $2n^2$ , где  $n$  – число асимметрических атомов). Например, альдогексозы имеют четыре асимметрических атома углерода. Существуют





но длиннее двойных (0,133 нм) связей. В соответствии с современными представлениями о строении молекулы бензола его структурную формулу изображают так:



В некоторых случаях допустимо и такое изображение структурной формулы бензола:

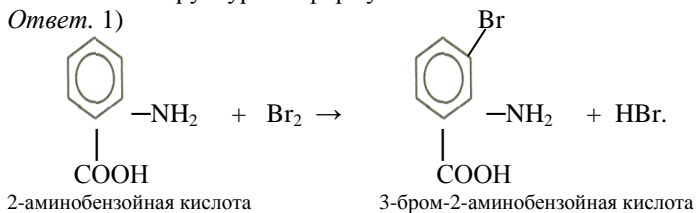


Общая формула для гомологов бензола имеет вид  $C_nH_{2n-6}$ , где  $n \geq 6$ . Гомологи бензола можно рассматривать как его производные. У гомолога бензола метилбензола  $C_6H_5CH_3$  или  $C_7H_8$  (толуола):

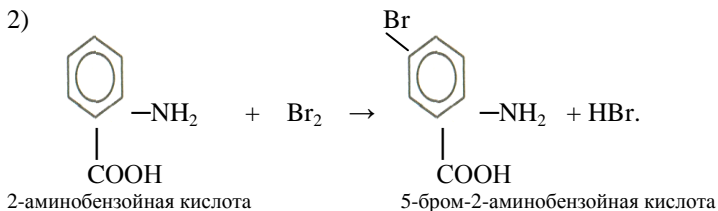


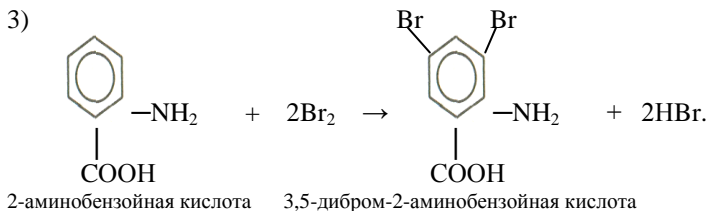
*Задание 4.* При действии бромной воды на антраниловую (2-аминобензойную кислоту) получена смесь моно- и дибромпроизводных. Напишите структурные формулы.

*Ответ. 1)*



2)





Все изомеры получены в результате согласованной ориентации заместителей (орто-, пара-NH<sub>2</sub> и мета-COOH).

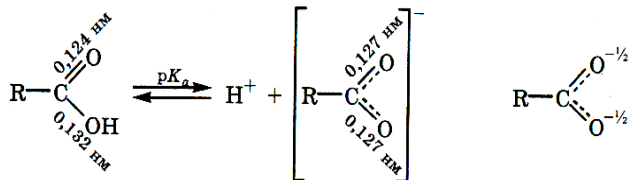
*Задание 5.* Исходя из электронного строения функциональной группы и характера углеводородного радикала сравните силу предельных одноосновных карбоновых кислот.

*Ответ.* Для карбоновых кислот и их производных характерна разнообразная реакционная способность, обусловленная присутствием в молекулах карбоксильной группы. В карбоксильной группе имеются полярные ковалентные связи: между ее углеродным и кислородным атомами (C=O, C-O), а также связь O-H. При этом связь C=O длиннее, чем в кетонах, а связь C-O короче, чем в спиртах, что обусловлено взаимодействием неподеленной пары кислородного атома гидроксильной группы с π-электронами карбонильной группы, т. е. электронодонорным эффектом сопряжения (+M). В результате этого эффекта увеличивается полярность связи O-H и снижается частичный положительный заряд δ+ на карбонильном углеродном атоме по сравнению с другими карбонильными соединениями (альдегидами и кетонами). Соответственно и связанный с карбоксильной группой COOH-кислотный центр является более слабым, чем аналогичный центр в альдегидах и кетонах. В отличие от альдегидов и кетонов, для которых характерны реакции нуклеофильного присоединения по кратной связи карбонильной группы, карбоновые кислоты и их производные обычно вступают в реакции нуклеофильного замещения по их электрофильным центрам, часто сопровождаемые кислотно-основными и окислительно-восстановительными превращениями.

Атом водорода, связанный с α-углеродным атомом цепи, также чувствителен к атаке свободными радикалами, что может приводить к гомолитическому разрыву разных связей и даже вызывать реакции декарбоксилирования или декарбонилирования (отщепления CO<sub>2</sub> или CO соответственно). Таким образом, карбоновые кислоты и их производные могут взаимодействовать с нуклеофилами, электрофилами или

радикальными частицами в зависимости от свойств реагентов и условий проведения реакции.

Карбоновые кислоты вследствие большой полярности и поляризуемости связи O–H проявляют кислотные свойства, что отражается в их названии. В водных растворах происходит диссоциация этой связи с образованием гидратированных частиц: протона и аниона, называемого карбоксилат-анионом:

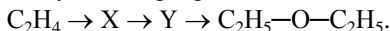


В карбоксилат-анионе отрицательный заряд равномерно распределяется между обоими кислородными атомами из-за делокализации электронной плотности в сопряженной системе, что увеличивает стабильность этой частицы. Сила карбоновых кислот зависит от природы заместителей в углеводородном радикале и от стабильности образующегося аниона. Так, электронодонорные заместители (+I-эффект) ослабляют кислотные свойства, потому что уменьшают частичный положительный заряд на углеродном атоме карбоксильной группы (ср.  $pK_a$   $\text{HCOOH}$  и  $\text{CH}_3\text{COOH}$ ). Электроноакцепторные заместители (-I-эффект), оттягивая на себя электронную плотность, способствуют усилению кислотности карбоновых кислот, так как одновременно увеличивают частичный положительный заряд на углеродном атоме карбоксильной группы и стабилизируют карбоксилат-анион из-за большей делокализации отрицательного заряда. Кислотные свойства карбоновых кислот увеличиваются в ряду:



Карбоновые кислоты являются более сильными кислотами, чем угольная кислота. Поэтому с их помощью можно выделять угольную кислоту из карбонатов.

**Задание 6.** Напишите уравнения реакций, с помощью которых можно осуществить следующие превращения:

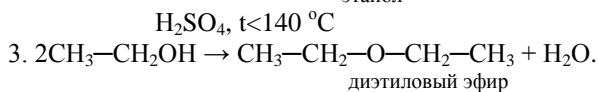
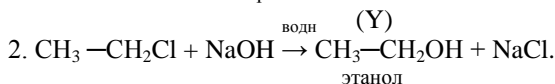
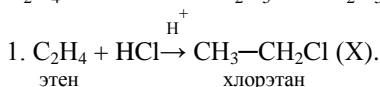
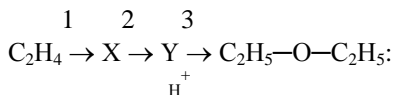


Укажите условия протекания реакций. Назовите все соединения, участвующие в данных реакциях. Поясните ход ваших рассуждений.

**Ответ.** Конечным продуктом превращения является диэтиловый эфир, который можно получить: а) в результате межмолекулярной де-

гидратации этилового спирта или б) при взаимодействии этилата натрия с хлорэтаном. Для данного условия подходит вариант а) и веществом Y является этанол. Этанол можно получить: а) непосредственно гидратацией этена или б) действием водного раствора щелочи на хлорэтан. По условию между этеном и этанолом есть промежуточный продукт X, который и соответствует хлорэтану.

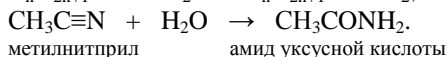
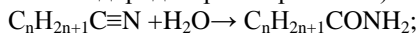
Уравнения реакций, с помощью которых можно осуществить преращения



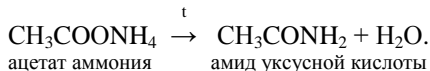
*Задание 7.* Перечислите основные способы получения амидов. Приведите уравнения соответствующих реакций. Назовите соединения, участвующие в этих реакциях.

*Ответ.* Основные способы получения амидов:

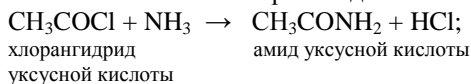
1. Омыление нитрилов (проводят 96%-ной серной кислотой или перекисью водорода в растворе NaOH):

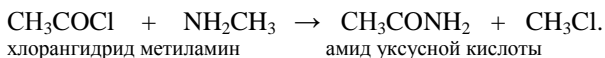


2. В жестких условиях амиды образуются при дегидратации аммониевых солей карбоновых кислот при нагревании:



3. Амиды кислот образуются при взаимодействии хлорангидридов кислот с аммиаком и его производными:

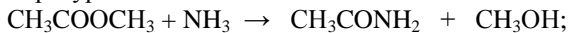




хлорангидрид метиламин

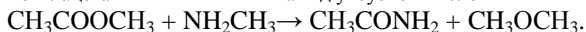
амид уксусной кислоты

4. Эффективным способом является получение амидов из эфиров карбоновых кислот с растворами аммиака или аминов при комнатной температуре:



метилацетат

амид уксусной кислоты



метилацетат

метиламин

амид уксусной кислоты

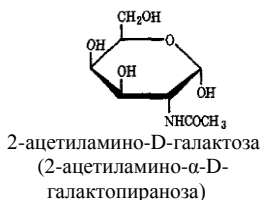
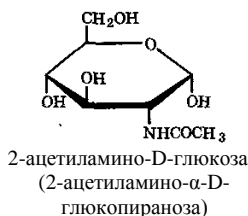
*Задание 8.* Характеристика гликозаминов. Показать строение гиалуроновой кислоты. Объяснить свойства, биологическую роль.

*Ответ.* Гликозаминогликаны – группа кислых гетерополисахаридов – в качестве структурных элементов протеогликанов являются важным компонентом межклеточного матрикса. В качестве типовых структурных блоков гликозаминогликаны содержат аминоксахара, такие, как глюкуроновая или идуроновая кислоты. Большинство полисахаридов этой группы в различной степени этерифицировано остатками серной кислоты, которые усиливают их кислотные свойства. Гликозаминогликаны присутствуют в организме позвоночных как в свободном виде, так и в составе протеогликанов.

Аминосакхара (гликозамины) – моносахариды, содержащие  $\text{NH}_2$ -группы вместо одной или нескольких  $\text{OH}$ -групп. В зависимости от положения аминогруппы различают 2-амино-, 4-амино-, 2,6-диаминосакхара. В природе наиболее распространены 2-аминоглюкоза и 2-аминогалактоза. Они встречаются в животных организмах и растениях в виде  $\text{N}$ -ацетилпроизводных, являющихся структурными компонентами гетерополисахаридов – хитина, гепарина, гиалуроновой кислоты и др. Для аминоксахаров характерны свойства как моносахаридов, так и аминов.

Гиалуроновая кислота – относительно простой неэтерифицированный гликозаминогликан – построена из дисахаридных звеньев, состоящих из  $\text{N}$ -ацетилглюкозамина и глюкуроновой кислоты, соединенных в положении  $\beta(1\rightarrow3)$ . Повторяющиеся звенья связаны в положении  $\beta(1\rightarrow4)$ . Благодаря присутствию  $\beta(1\rightarrow3)$ -связей молекула гиалуроновой кислоты, насчитывающая несколько тысяч моносахаридных остатков, принимает конформацию спирали. На один виток спирали приходится три дисахаридных блока. Локализованные на внешней стороне спирали гидрофильные карбоксильные группы остатков глюкуроновой кислоты могут связывать ионы  $\text{Ca}^{2+}$ . За счет сильной гидратации этих

групп гиалуроновая кислота и другие Гликозаминогликаны при образовании гелей связывают 10 000-кратный объем воды. Гиалуроновая кислота выполняет функцию стабилизатора геля в стекловидном теле глаза, которое содержит всего 1 % гиалуроновой кислоты и на 98 % состоит из воды.



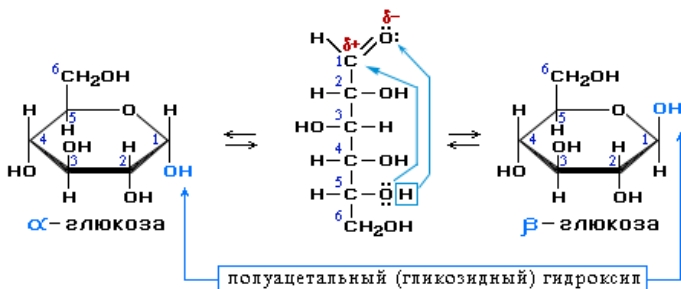
Многие белки внешней стороны плазматических мембран и большинство секретируемых белков содержат олигосахаридные цепи, которые синтезируются в процессе посттрансляционной модификации в эндоплазматическом ретикулуме и в аппарате Гольджи. Цитоплазматические белки, напротив, редко бывают гликозилированы. Гликопротеины могут содержать до 50 % углеводов, но, как правило, в молекуле преобладает белковая часть.

Протеогликаны – одни из наиболее крупных молекул ( $M > 2 \cdot 10^6$  Да); они включают белковую (5 %) и углеводную (95 %) составляющие и по форме напоминают ершик для мытья бутылок. Белковые мономеры, несущие множество полисахаридных цепей, ассоциированы с осевой молекулой гиалуроновой кислоты. Полисахариды, обнаруженные в протеогликанах, обычно содержат ацетилированные аминокислоты и, следовательно, относятся к гликозаминогликанам.

*Задание 9.* Цикло-цепная таутомерия моносахаридов.

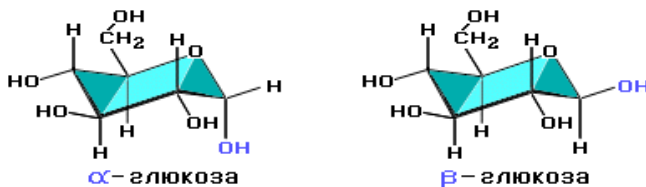
*Ответ.* Реакция присоединения спирта к альдегиду внутри одной молекулы сопровождается ее циклизацией, т. е. образованием циклического полуацетала. Известно, что наиболее устойчивыми являются пяти- и шестичленные циклы. Поэтому, как правило, происходит взаимодействие карбонильной группы с гидроксилом при 4-м или 5-м углеродном атоме (нумерация начинается с карбонильного углерода или ближайшего к нему конца цепи). Таким образом, в результате взаимодействия карбонильной группы с одной из гидроксильных моносахариды могут существовать в двух формах: линейной (оксо-форме) и циклической (полуацетальной).

В растворах моносахаридов эти формы находятся в равновесии друг с другом. Например, в водном растворе глюкозы существуют следующие структуры:

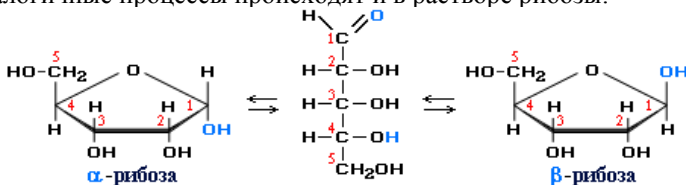


Циклические  $\alpha$ - и  $\beta$ -формы глюкозы представляют собой пространственные изомеры, отличающиеся положением полуацетального гидроксильного атома относительно плоскости кольца. В  $\alpha$ -глюкозе этот гидроксил находится в цис-положении к гидроксильной группе при  $C_2$ , в  $\beta$ -глюкозе – в транс-положении.

С учетом пространственного строения шестичленного цикла формулы этих изомеров имеют следующий вид:



Аналогичные процессы происходят и в растворе рибозы:



В кристаллическом состоянии моносахариды имеют циклическое строение.

*Задание 10.* Цветные реакции белков.

*Ответ.* 1. Биуретовая реакция белков. Раствор белка со щелочным раствором сульфата меди дает красно-фиолетовое или сине-фиолетовое окрашивание. Биуретовая реакция обусловлена наличием в

молекулах белка пептидных групп  $-\text{CO}-\text{NH}-$ . Ионы  $\text{Cu}^{2+}$  образуют комплекс с енолизированными пептидными группами белка, Окраска растворов белка при образовании медного комплекса в случае биуретовой реакции может быть от синей до красной с преобладанием фиолетовой.

2. Нингидриновая реакция белков. Раствор белка с 1%-ным раствором нингидрина в 95%-ном растворе ацетона медленно приобретает сине-фиолетовый (или желтовато-фиолетовый) оттенок, свидетельствующий о присутствии аминокислот, содержащих  $\alpha$ -аминогруппы. Нингидриновая реакция является одной из наиболее чувствительных для обнаружения  $\alpha$ -аминогруппы. В результате взаимодействия  $\alpha$ -аминогруппы аминокислоты или белка с нингидрином возникает Шиффово основание. Затем оно претерпевает перегруппировку, декарбоксилируется и расщепляется на альдегид и аминодикетогидриндамин.

3. Ксантопротеиновая реакция. Смесь раствора белка и концентрированной азотной кислоты в пробирке нагревают до кипения и кипятят около 2 мин. При нагревании раствор и осадок окрашиваются в ярко-желтый цвет, при этом осадок может полностью раствориться в результате гидролиза. Смесь охлаждают и осторожно (по стенке пробирки) приливают избыток концентрированного раствора аммиака или щелочи до щелочной реакции. Выпадающий вначале осадок кислотного альбумината растворяется, и жидкость окрашивается в ярко-оранжевый цвет.

Ксантопротеиновая реакция происходит только при наличии в белках остатков ароматических аминокислот (фенилаланина, тирозина и триптофана). Желтоокрашенные нитросоединения образуются в результате нитрования ароматических радикалов этих аминокислот азотной кислотой. Изменение желтой окраски в оранжевую в щелочной среде обусловлено появлением хромофорной группы.

4. Реакция Паули. Реакцию Паули дают белки, содержащие в белковой молекуле остатки гистидина и тирозина. Раствор белка с 1%-ным раствором сульфаниловой кислоты в 5%-ном растворе соляной кислоты при добавлении 0,5%-ного раствора  $\text{NaNO}_2$  и 10%-ного раствора  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  дает вишнево-красное окрашивание.

5. Нитропруссидная реакция белков. Раствор белка с насыщенным раствором сульфата аммония и 5%-ным раствором нитропруссиды натрия в щелочной среде образует красно-пурпурное окрашивание. Это доказывает, что в состав белка входит аминокислота цистеин.

Нитропруссид натрия с серосодержащими органическими соединениями в щелочной среде образуют комплексное соединение.

6. Реакция на серу в белках. К раствору белка приливают 30%-ный раствор едкого натра и несколько капель уксуснокислого свинца. При наличии в молекулах белка аминокислот, содержащих серу (цистеин, цистин, метионин), отщепляется сера в виде ионов  $S^{2-}$ , которые образуют с солями свинца черный осадок.

*Задание 11.* Классификация витаминов.

*Ответ.* Витамины делят на две большие группы: витамины, растворимые в жирах, и витамины, растворимые в воде. Каждая из этих групп содержит большое количество различных витаминов, которые обычно обозначают буквами латинского алфавита. Следует обратить внимание на то, что порядок этих букв не соответствует их обычному расположению в алфавите и не вполне отвечает исторической последовательности открытия витаминов.

В приводимой классификации витаминов в скобках указаны наиболее характерные биологические свойства данного витамина – его способность предотвращать развитие того или иного заболевания. Обычно названию заболевания предшествует приставка *анти-*, указывающая на то, что данный витамин предупреждает или устраняет это заболевание.

*Витамины, растворимые в жирах.*

Витамин А (антиксерофтальмический).

Витамин D (антирахитический).

Витамин Е (витамин размножения).

Витамин К (антигеморрагический).

*Витамины, растворимые в воде.*

Витамин В<sub>1</sub> (антиневритный).

Витамин В<sub>2</sub> (рибофлавин).

Витамин РР (антипеллагрический).

Витамин В<sub>6</sub> (антидерматитный).

Пантотен (антидерматитный фактор).

Биотин (витамин Н, фактор роста для грибов, дрожжей и бактерий, антисеборейный).

Инозит. Парааминобензойная кислота (фактор роста бактерий и фактор пигментации).

Фолиевая кислота (антианемический витамин, витамин роста для цыплят и бактерий).

Витамин В<sub>12</sub> (антианемический витамин).

Витамин В<sub>15</sub> (пангамовая кислота).  
Витамин С (антискорбутный).  
Витамин Р (витамин проницаемости).

*Задание 12.* Роль витаминов в зоотехнической практике.

*Ответ.* Основным источником витаминов для животных являются корма растительного и животного происхождения. Однако некоторые витамины животные при известных условиях могут синтезировать в организме из физиологически недействительных провитаминов. В кормах растительного происхождения витамины содержатся в неодинаковом количестве и в разных соотношениях. В связи с этим в кормовые рационы сельскохозяйственных животных и птицы необходимо включать корма в таком соотношении, чтобы можно было бы обеспечить их полноценность. В противном случае необходимо включать в рацион витамины.

Недостаток витаминов в организме животных, по данным В. М. Холода, вызывается рядом причин. Они могут быть самыми различными: недостаток витаминов в рационе, нарушение их обмена в организме, нарушение биосинтеза или всасывания в пищевом тракте, различные заболевания, применение некоторых лекарственных веществ, высокая продуктивность животного и др.

Недостаток или избыток поступления витаминов с пищей приводит к развитию авитаминоза, гиповитаминоза и гипервитаминоза. Авитаминоз развивается при длительной недостаточности витамина. При частичной недостаточности витамина наблюдается гиповитаминоз. Различают пищевой и эндогенный авитаминозы. Пищевой связан с недостаточным поступлением витаминов с пищей. В случае эндогенного авитаминоза витамины с пищей поступают в достаточных количествах. Совместная недостаточность нескольких витаминов называется полиавитаминозом. Избыточное поступление витамина с пищей может привести также к нежелательному состоянию – гипервитаминозу.

Большой вклад в разработку теории и практики витаминного питания в животноводстве внесли В. Н. Букин, Н. И. Берзинь, А. Р. Вальдман, П. И. Викторов, В. М. Голушко, И. И. Горячев, Л. М. Двинская, А. А. Дмитриевский, И. А. Ионов, Н. Т. Маслиев, И. Г. Пивняк, Н. В. Редько, К. М. Солнцев, И. С. Серяков, П. Ф. Сурай, И. Ф. Ткачев, М. В. Шалак и другие ученые.

Быстрое развитие науки о витаминах объясняется, прежде всего, практической значимостью этих веществ, их широким внедрением в практику животноводства. Другими словами, витамины в настоящее

время вышли далеко за пределы медицины и ветеринарии, они оказались необходимыми в животноводстве для сохранения молодняка сельскохозяйственных животных от падежа, для повышения интенсивности его роста.

Характеризуя витаминологию, В. Н. Букин указывал, что учение о витаминах явилось самым значимым, самым разительным явлением, имеющим большое теоретическое и практическое значение. Это учение не отрицает прежнего положения, что удовлетворение энергетических потребностей является необходимым условием существования организма, но с полной несомненностью показывает, что минимальное количество витаминов играет колоссальную роль в обмене веществ, а их недостаток выводит из равновесия нормальное функционирование организма.

В современном животноводстве на протяжении десятилетий преследовались в первую очередь хозяйственные цели. Интересы народного хозяйства всех стран требуют повышения продуктивности животноводства при одновременном снижении стоимости продукции за счет введения современной технологии и, следовательно, через соответствующие мероприятия по кормлению.

Связанный с повышением уровня продуктивности повышенный обмен веществ представляет сильную нагрузку на весь организм. Чтобы при этом предотвратить или хотя бы снизить до минимума нарушение здоровья, необходимо повысить потребление низкокалорийных, но ценных в другом отношении веществ. К ним, наряду с незаменимыми аминокислотами, относятся, прежде всего, жирорастворимые витамины и ряд неорганических соединений. По мнению Э. Д. Визнера, все эти вещества должны поступать в организм не только в определенном количестве, но и в определенной пропорции друг к другу и к основным питательным веществам. Установлено, что поступающие в организм вещества – белки, жиры, углеводы, микро- и макроэлементы сами по себе являются соединениями инертными, безжизненными. Чтобы превратиться в ткани тела, эти вещества должны подвергнуться глубокому химическим изменениям, которые осуществляются при обязательном участии биологических катализаторов. Такими катализаторами служат белки-ферменты. Они в миллионы раз ускоряют химические реакции. Для образования ферментов в клетках необходимы витамины, которые ускоряют реакции превращения белков, жиров и углеводов пищи в такие же вещества тела.

В настоящее время доказано, что витамины организм животных не синтезирует или синтезирует в недостаточном количестве, поэтому они должны поступать с пищей в готовом виде в малых количествах для поддержания жизненно важных функций организма.

По мнению А. И. Петенко, витамины не являются пластическим материалом и не служат источником энергии, однако необходимы для всех жизненных процессов, и их биохимическая сущность сводится к катализу реакций дегидрирования, карбоксилирования, ацетилирования, метилирования и т. д. Возникающие при недостатке витаминов явления обычно связаны не с каким-либо узко конкретным симптомом, а чаще с поражением клеток в целом и охватывают ряд жизненных функций организма из-за нарушения синтеза белка в клетках. Однако в связи с участием конкретных витаминов в отдельных ферментных системах их отсутствие вызывает и специфические для каждого из них реакции.

Витамины также играют роль катализаторов и способствуют усвоению питательных веществ, превращению их в необходимые для жизнедеятельности организма соединения, стимулируют деятельность желез внутренней секреции и функции различных органов.

В. Н. Букин отмечает, что, будучи вплетенными в сложную сеть обменных реакций, витамины оказывают воздействие на разнообразные физиологические процессы. Они влияют на рост, развитие, функции половой системы, деятельность кроветворных органов и органов чувств, явления иммунитета. Все эти разнообразные и коренные по своей значимости стороны жизнедеятельности теснейшим образом связаны с витаминами.

*Задание 13.* Понятие кофактор. Соединения, выступающие в роли кофакторов. Приведите примеры.

*Ответ.* Относительная молекулярная масса ферментов может колебаться от  $10^4$  до  $10^6$  и более. Ферменты – это, как правило, глобулярные белки. Одни ферменты являются простыми белками и состоят только из аминокислотных остатков (рибонуклеаза, пепсин, трипсин), активность других зависит от наличия в их составе дополнительных химических компонентов, так называемых кофакторов. В качестве кофакторов могут выступать ионы металлов  $Fe^{2+}$ ,  $Mn^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Zn^{2+}$  или сложные органические вещества – коферменты. В состав многих из них входят витамины.

Коферменты могут выполнять следующие функции:

- а) участие в катализе;
- б) осуществление взаимодействия между субстратом и ферментом;

в) стабилизация фермента.

Превращаемые вещества называются субстратами. Превращение субстрата происходит в области активного центра, который сформирован в третичной структуре большинства ферментов. У простых белковых ферментов активный центр образован сближенными в пространстве радикалами аминокислот первичной структуры. У сложных белковых ферментов здесь находятся кофакторы. В активном центре выделяют две части: якорная (радикалы аминокислот обеспечивают фиксацию субстрата) и каталитическая (радикалы аминокислот и кофакторы обеспечивают катализ). Помимо активного центра в молекуле фермента присутствует еще и аллостерический центр. Он представляет собой участок молекулы фермента, с которым связываются определенные, как правило, низкомолекулярные вещества (модификаторы), молекулы которых не сходны по строению с субстратом.

Для названий ферментов используется тривиальная, рациональная и систематическая номенклатура. Тривиальные названия следует просто запоминать. Они употребляются для ограниченного числа ферментов (пепсин, трипсин, химотрипсин и т. д.). Чаще используется рациональная номенклатура, согласно которой название фермента составляют из корня латинского названия субстрата с прибавлением суффикса *-аза*. Например, каталитическое расщепление дисахарида мальтозы осуществляет фермент мальтаза, сахарозы – сахараза, крахмала (по латыни амилум) – амилаза и т. д. Иногда в таком названии фермента может быть отражен тип катализируемой реакции. Например, лактатдегидрогеназа (де – отнимаю, гидро – водород), пируватдекарбоксилаза (де – отнимаю, карбоксил – карбоксильную группу) и т. д. Достоинство этой номенклатуры – краткость, недостаток – ограниченная информация о субстрате и типе химической реакции.

*Задание 14*. Специфичность действия ферментов.

*Ответ.* В отличие от катализаторов неорганической природы ферменты обладают высокой специфичностью действия. Каждый данный фермент катализирует лишь определенную химическую реакцию, т. е. действует на вполне определенное вещество или на вполне определенный тип химической связи, обеспечивая строгую согласованность работы аппарата живой клетки.

Являясь катализаторами – веществами, ускоряющими реакции, ферменты имеют ряд общих свойств с химическими, небиологическими катализаторами.

1. Ферменты не входят в состав конечных продуктов реакции и выходят из реакции в первоначальном виде. Они не расходуются в процессе катализа.

2. Ферменты не могут возбудить реакций, противоречащих законам термодинамики, они ускоряют только те реакции, которые могут протекать и без них.

3. Ферменты, как правило, не смещают положения равновесия реакции, а лишь ускоряют его достижение.

Скорость реакции – это изменение концентрации компонентов реакции в единицу времени. Если она идет в прямом направлении, то пропорциональна концентрации реагирующих веществ, если в обратном – то пропорциональна концентрации продуктов реакции. Отношение скоростей прямой и обратной реакций называется константой равновесия. Ферменты не могут изменять величины константы равновесия, но состояние равновесия в присутствии ферментов наступает быстрее.

Для ферментов характерны и специфические свойства, отличающие их от химических катализаторов, выражающих их биологическую природу.

1. По химическому строению молекулы все ферменты являются белками.

2. Эффективность ферментов выше, чем небиологических катализаторов (скорость протекания реакции при участии фермента на несколько порядков выше, чем при участии химических катализаторов).

3. Одним из важнейших свойств ферментов как биокатализаторов является их регулируемость. Через регуляцию ферментативного аппарата осуществляется скоординированность всех метаболических процессов во времени и пространстве, направленная на производство живой материи, поддержание постоянства внутриклеточной среды, приспособление к меняющимся внешним условиям.

4. Ферменты обладают узкой специфичностью, избирательностью действия на субстраты, т. е. на вещества, превращение которых они катализируют. В клетках организма протекает 2–3 тыс. реакций, каждая из которых катализируется определенным ферментом. Специфичность действия фермента – это способность ускорять протекание одной определенной реакции, не влияя на скорость остальных, даже очень похожих.

5. Специфичность ферментов обусловлена их уникальной аминокислотной последовательностью, от которой зависит конформация активного центра, взаимодействующего с компонентами реакции.

6. При ферментативных реакциях в отличие от неферментативных наблюдаются лишь незначительные побочные процессы. Для ферментативных реакций характерен почти 100%-ный выход продуктов. Эта высокая специфичность действия фермента заключена в архитектуре его молекулы. За последние годы достигнуты заметные успехи в изучении пространственного строения большого числа ферментов.

Например, используя метод рентгеноструктурного анализа, удалось определить строение и создать модель молекулы лизоцима. Лизоцим – это фермент, содержащийся в слезах, слизи из полости носа и т. д. Он способен расщеплять молекулу сложного полисахарида, входящего в состав оболочки некоторых бактерий.

*Задание 15.* Биологическая роль витамина А.

*Ответ.* Витамин А – ретинол (антиксерофтальмический). Все сельскохозяйственные животные и птица нуждаются в поступлении в организм каротиноидов или витамина А с кормами. При их недостатке в рационах снижается молочная, шерстная и мясная продуктивность животных, яйценоскость птицы, ухудшается качество продукции, замедляется рост молодняка, нарушается обмен веществ и ослабляются защитные функции организма.

Предшественниками витамина А являются различные каротиноиды, которые синтезируются растениями и некоторыми микроорганизмами. В природе встречаются каротиноиды различной структуры. Из всех каротиноидов самой высокой А-витаминной биологической активностью обладает полный трансизомер β-каротина.

Переваримость каротина у животных колеблется в зависимости от их вида и возраста, источника каротина и сбалансированности рационов по липидам, протеину и незаменимым аминокислотам, углеводам, минеральным веществам, витаминам Е, В<sub>4</sub>, В<sub>12</sub>, антиоксидантам и др.

Так, по данным опытов, у коров переваримость каротина кормов зимних рационов составляет в среднем 50 % (от 20 до 75), у телок – 37 (от 11 до 56), у овец – от 20–30 до 50 %. При сбалансированном рационе его усвоение животными существенно увеличивается.

Главная природная форма витамина А – ретинол – встречается в жирах животного происхождения. Другой его формой является ретиналь – альдегид витамина А.

Трансформация каротина в ретиналь происходит в основном на мембранах эритроцитов кишечника, а также в других тканях, где имеются специфические ферменты. В организме есть также ферменты, содержащие железо и соединения тиола, которые способствуют превращению эфирной формы витамина А в ретинол и в ретиновую кислоту. Известен транспортный белок – акцептор витамина А. Желчь играет роль эмульгатора при всасывании витамина А.

Витамин А является постоянным компонентом клеточных и внутриклеточных мембран, влияющим на их прочность. Отмечена избирательная локализация ретинола в мембранах эритроцитов слизистой кишечника, в плазматических мембранах и мембранах эндоплазматической сети почек. Витамин А участвует в синтезе мукополисахаридов в слизистых оболочках, хрящах и вкусовых рецепторах. При его недостатке отмечаются нарушения зрения, атрофия, дегенеративные изменения и кератинизация эпителия слизистых оболочек и кожи.

Витамин А участвует в поддержании целостности клеточных мембран и регулирует всасывание цинка в тонком отделе кишечника. В клетках слизистой кишечника обнаружены специфические рецепторы для ретинола и ретиновой кислоты.

Под влиянием витамина А в подвздошной кишке образуется витамин А-зависимый цинксвязывающий белок, который стимулирует всасывание цинка, его транспортировку через кишечный эпителий в кровь и усвояемость. Недостаток витамина А приводит к развитию у животных вторичной цинковой недостаточности.

Часть витамина А постепенно превращается в кишечных эпителиоцитах в ретиновую кислоту. Всасывание цинка стимулирует как ретинол, так и ретиновая кислота, являющаяся его активным метаболитом. Предполагают, что основной формой витамина А, ответственной за всасывание цинка, является ретиновая кислота – окисленный активный метаболит ретинола. При ее недостатке в клетках стенки кишки задерживается до 30–50 % поступившего цинка и нарушается его обмен.

При недостатке витамина А в организме беременных животных в плаценте разрушаются и атрофируются ворсинки, перерождается (десквамируется) покрывающий их эпителий, что нарушает процессы обмена материнского организма и плода, уменьшается синтез эстрогенов.

Обеспеченность рационов витамином А (как и витаминами Е и Д) влияет на состояние иммунитета у сельскохозяйственных животных. При сбалансированности рационов по жирорастворимым витаминам у

животных повышается фагоцитарная, бактерицидная и лизоцимная активность сыворотки крови и содержание в ней иммуноглобулинов.

При обогащении рационов телят витаминами А и Е у них повышается титр антител против *E. coli*, а у птицы – количество лимфоцитов в тимусе, коже и бурсе Фабрициуса.

На эффективность использования каротина, витаминов А и Е из кормов влияет возраст молодняка. Так, у телят до 2–3-недельного возраста обычно наблюдается гипокаротилемия независимо от содержания каротина в молозиве и молоке. Добавление бета-каротина в рационы не увеличивает его содержание в крови. В ранний период ограничена способность телят к трансформации  $\beta$ -каротина в витамин А.

У поросят каротин также не усваивается и не трансформируется в витамин А до 20-дневного возраста. Телята молочного периода лучше используют витамины А, Е, Д, С и В<sub>2</sub> при даче их с кормом. Цыплята раннего возраста эффективнее усваивают солублизирующийся в воде препарат витаминов А, Д<sub>3</sub> и Е (инсолвит). Содержание йода в рационах животных и соответственно уровень тиреоидных гормонов в плазме крови оказывают влияние на превращение каротина в витамин А.

Основным методом определения достаточности обеспечения сельскохозяйственных животных каротином и витамином А является анализ кормов на их содержание с последующим расчетом количества каротина и витамина А в рационах и сопоставление полученных данных с нормами.

Критерием обеспеченности крупного рогатого скота каротином и витамином А может служить содержание каротина и витамина А в сыворотке или плазме крови, а также их концентрация в печени, молозиве и молоке. Содержание каротина в сыворотке крови коров колеблется в зависимости от сезона года, поступления с кормами, его доступности и составляет в норме для коров в пастбищный период 9–28 мг/л, в зимний стойловый период – 4–10 мг/л. Содержание каротина, равное 0,2–0,3 мг% и менее, тесно коррелирует с истощением его запасов в печени и значительным уменьшением уровня его поступления с кормами рациона.

Содержание каротина в полноценном молозиве коров колеблется от 1,0 до 1,5 мкг/мл, а в молоке коров в пастбищный период – от 0,3 до 0,7, в зимний стойловый период – от 0,10 до 0,20 мкг/мл. При дефиците каротина в рационах коров его уровень в молозиве составляет 0,3–0,8 мкг/мл.

Организм свиней отличается слабой способностью превращать каротин в витамин А. Использование каротина у 3-месячных поросят составляет 20 %, у 4-месячных – 27, усвояемость каротина у свиноматок равна 36 %. На превращение каротина в витамин А влияют многие факторы: соотношение питательных веществ в рационе, состояние нервной системы животных, их возраст, пол, а также климатические условия.

Известны две формы витамина А: А<sub>1</sub> и А<sub>2</sub>. Витамин А содержится в печени рыб, яйцах, молоке. В растениях витамин А отсутствует, но во многих растениях (морковь, помидоры, перец) содержатся каротиноиды, которые в организме животных могут превращаться в витамин А.

При авитаминозе наблюдается поражение эпителиальных тканей, ослабление иммунитета, снижение остроты зрения в сумерках – куриная слепота. Избыточное поступление витамина А может вызвать гипервитаминоз – интоксикацию организма. Этот витамин в составе сложного белка родопсина принимает участие в фоторецепции.

За международный стандарт принят полный трансвитамин А-ацетат; 1 международная единица витамина эквивалентна 0,344 мкг полного трансвитамина А-ацетата или 0,6 мкг полного транскаротина. А-витаминный эквивалент каротина имеет для разных животных разное значение.

*Задание 16.* Номенклатура и классификация ферментов.

*Ответ.* Название фермента формируется из следующих частей:

- 1) название субстрата, с которым он взаимодействует;
- 2) характер катализируемой реакции;
- 3) наименование класса ферментов (но это необязательно);
- 4) суффикс *-аза*.

Пример: пируват - декарбоксил - аза, сукцинат - дегидроген - аза.

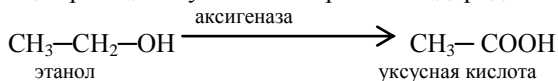
Ранее ферменты назывались по наименованию субстрата с добавлением суффикса *-аза*. Позже ферменты, катализирующие сходные реакции, получили название по типу реакции: дегидрогеназы, оксидазы, декарбоксилазы и др. Международный совет биохимиков предложил положить в основу наименования и классификации ферментов тип химической реакции и ее механизм.

Часто название фермента образуется путем прибавления суффикса к названию субстрата, на который он воздействует. Например, название фермента уреазы произошло от английского слова *urea* – мочевина, протеаза (фермент, расщепляющий белки) – от слова протеин. Многие ферменты имеют тривиальные названия, не связанные с названием их

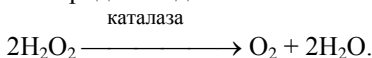
субстратов, например, пепсин и трипсин. Существуют и систематические названия ферментов, включающие названия субстратов и отражающие характер катализируемой реакции.

Реакции и ферменты, их катализирующие, делят на 6 классов, каждый из которых состоит из 4–13 подклассов: оксидоредуктазы, трансферазы, гидролазы, лиазы, изомеразы, лигазы (синтетазы).

1.1. **Оксидоредуктазы** катализируют окислительно-восстановительные реакции с участием двух субстратов А и В: А восст. + В окисл. ↔ А окисл. + В восст. Различают следующие основные оксидоредуктазы: оксидазы (аэробные дегидрогеназы), которые катализируют перенос протонов (электронов) на кислород; анаэробные дегидрогеназы, катализирующие перенос протонов (электронов) на промежуточный субстрат, но не на кислород; цитохромы, обеспечивающие перенос только электронов; каталаза и пероксидаза, катализирующие реакции с участием перекиси водорода:

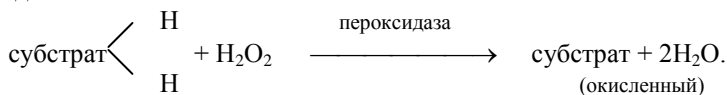


Каталаза – фермент, катализирующий окисление пероксида водорода с образованием кислорода и воды:

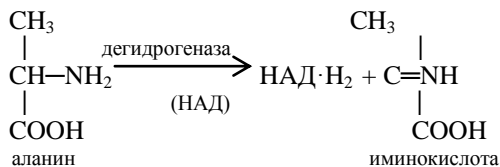


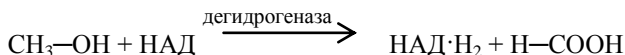
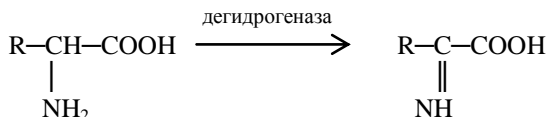
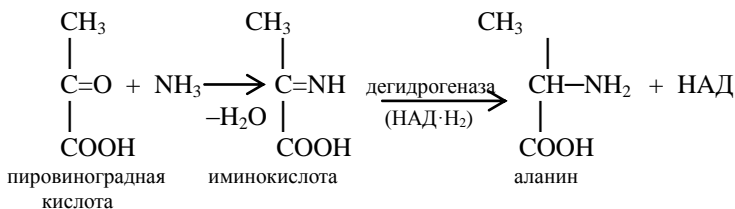
Фермент присутствует во многих тканях и эритроцитах крови, где обезвреживает постоянно образующийся в процессе окисления веществ пероксид водорода.

Пероксидаза – фермент, ускоряющий реакцию окисления веществ (фенолов, аминов, альдегидов и т. д.) в присутствии пероксида водорода по схеме:



Фермент содержится во многих тканях, в молоке, лейкоцитах, корне хрена. Обнаружить пероксидазу крови можно бензидином, который в присутствии пероксидазы окисляется до соединения оранжевого цвета.





1.2. **Трансферазы** катализируют реакции межмолекулярного переноса групп X (отличных от атома водорода) с субстрата А на субстрат В:  $\text{A}-\text{X} + \text{B} \leftrightarrow \text{A} + \text{B}-\text{X}$ , а именно: одноуглеродных остатков, ацильных, гликозильных, альдегидных или кетонных, нуклеотидных остатков, азотистых групп, остатков фосфорной и серной кислот и др.

Например: ацетил – КоА + холин  $\leftrightarrow$  КоА + ацетилхолин.

1.2.1. Метилтрансферазы ( $\text{CH}_3-$ ).

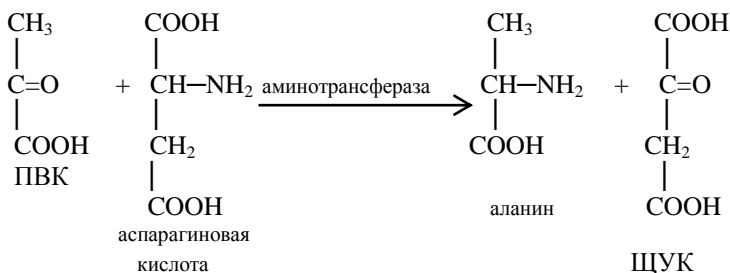
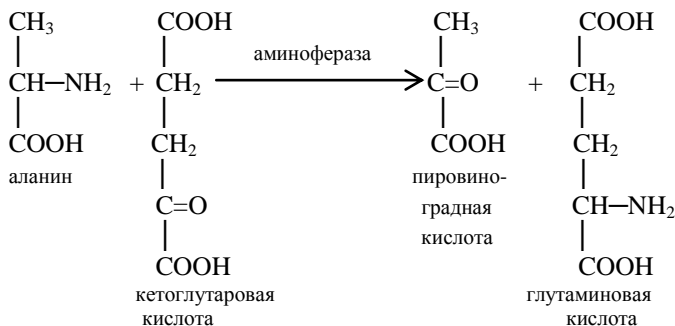
1.2.2. Карбоксил- и карбамоилтрансферазы.

1.2.3. Ацилтрансферазы – кофермент А (перенос ацильной группы  $-\text{R}-\text{C}=\text{O}$ ). Пример: синтез нейромедиатора ацетилхолина.

1.2.4. Гексозилтрансферазы – катализируют перенос гликозильных остатков. Пример: отщепление молекулы глюкозы от гликогена под действием фосфорилазы.

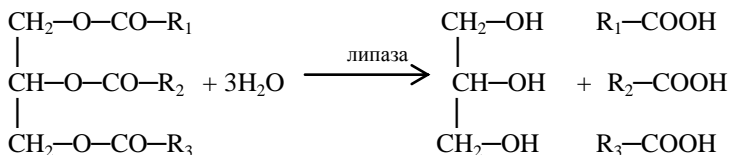
1.2.5. Аминотрансферазы – перенос аминогрупп. Играют важную роль в превращении АК. Общим коферментом является пиридоксаль-фосфат. Пример: аланинаминотрансфераза (АлАТ): пируват + глутамат = аланин + альфа-кетоглутарат.

1.2.6. Фосфотрансферазы (киназы) – катализируют перенос остатка фосфорной кислоты. В большинстве случаев донором фосфата является АТФ. В процессе расщепления глюкозы в основном принимают участие ферменты этого класса. Пример: гексо(глюко)киназа.

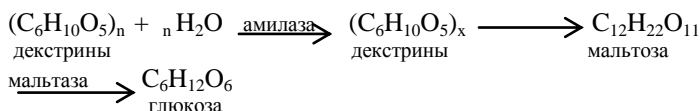


1.3. **Гидролазы** катализируют гидролиз эфирных, сложноэфирных, пептидных и гликозидных связей, кислородных ангидридов, связей С–С, С–галоген, т. е. расщепление внутримолекулярных связей с участием воды. Например, ацетилхолин + H<sub>2</sub>O ↔ холин + уксусная кислота.

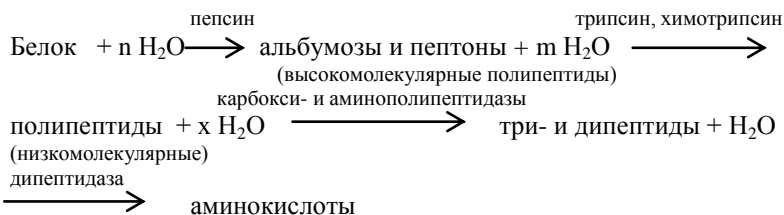
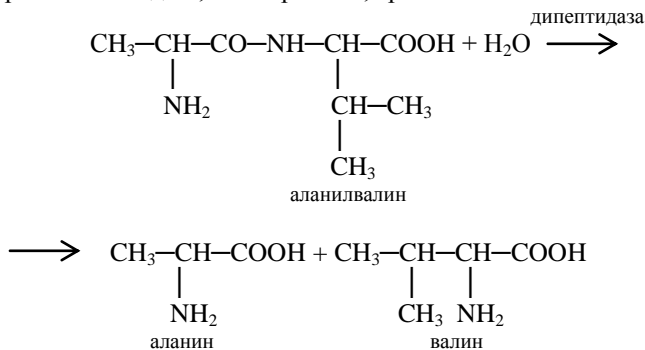
1.3.1. Эстеразы, гликозидазы и т. д. Пример: липаза.



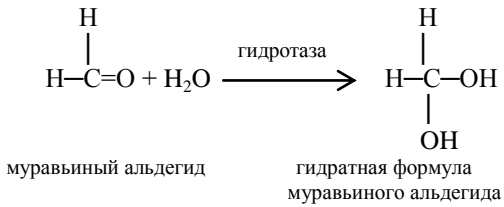
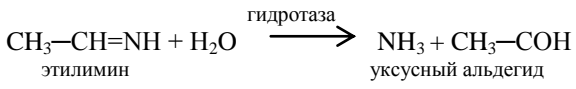
1.3.2. Гликозидазы – расщепляют гликозидные связи в молекулах поли- и олигосахаридов. Пример: амилаза, сахараза, мальтаза.



1.3.3. Пептидазы – катализируют гидролиз пептидных связей. Пример: карбоксипептидаза, химотрипсин, трипсин.



1.3.4. Амидазы – расщепляют амидные связи (CO-NH<sub>2</sub>). Пример: аргиназа (цикл мочевины).



1.4. **Лиазы** – катализируют реакции расщепления молекул без присоединения воды. Эти ферменты имеют небелковую часть в виде тиаминпирофосфата ( $V_1$ ) и пиридоксальфосфата ( $V_6$ ).

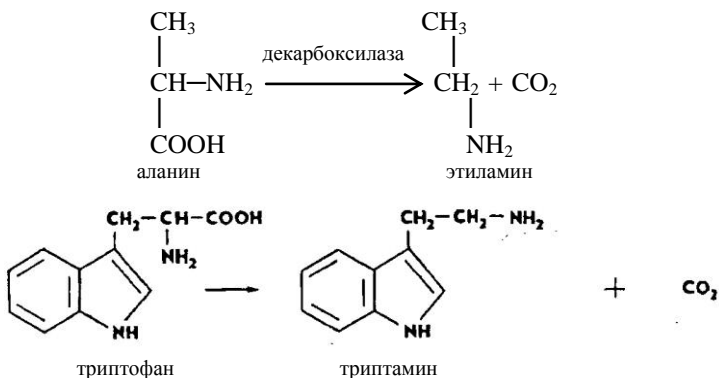
Лиазы отщепляют группы от субстратов по негидролитическому (без участия воды) механизму с образованием двойных связей. Фермент действует на связи C–C, C–галоген и т. д. Например, L-малат  $\leftrightarrow$   $\leftrightarrow$  фумарат +  $H_2O$ .

1.4.1. Декарбоксилазы и др. Пример: пируватдекарбоксилаза.

1.4.2. Лиазы связи (гидратазы–дегидратазы) C–O. Пример: енолаза.

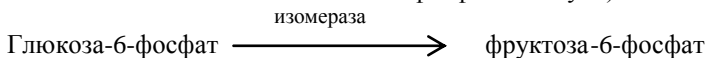
1.4.3. Лиазы связи C–N.

1.4.4. Лиазы связи C–S.

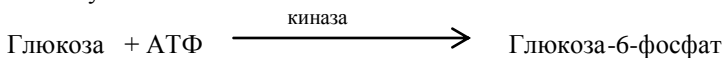


1.5. **Изомеразы** катализируют различные типы оптических, геометрических и позиционных изомеров (цис, транс). К классу относят мутазы, рацемазы, эпимиразы.

Пример: фосфопентозоизомераза, пентозофосфатизомераза (ферменты неокислительной ветви пентозофосфатного пути).



1.6. **Лигазы** катализируют соединения двух молекул, сопряженное с разрывом пирофосфатной связи АТФ или другого макроэргического соединения. Например, АТФ + L-глутамат +  $NH_4 \leftrightarrow$  АДФ + ортофосфат + L-глутамин.



Предложено новое определение международной единицы фермента – катал (кат), соответствующее количеству фермента, способному вызывать превращение 1 моля субстрата в продукт за 1 с.

*Задание 17.* Классификация гормонов по химической природе.

*Ответ.* По химической природе гормоны делятся на белковые, стероидные (или липидные) и производные аминокислот.

Белковые гормоны подразделяют на пептидные: АКТГ, соматотропный (СТГ), меланоцитостимулирующий (МСГ), пролактин, паратгормон, кальцитонин, инсулин, глюкагон, и протеидные глюкопротеиды: тиротропный (ТТГ), фолликулостимулирующий (ФСГ), лютеинизирующий (ЛГ), тироглобулин. Гипофизотропные гормоны и гормоны желудочно-кишечного тракта принадлежат к олигопептидам, или малым пептидам.

К стероидным (липидным) гормонам относятся кортикостерон, кортизол, альдостерон, прогестерон, эстрадиол, эстриол, тестостерон, которые секретируются корой надпочечника и половыми железами. К этой группе можно отнести и стеролы витамина D – кальцитриол. Производные арахидоновой кислоты являются, как уже указывалось, простагландинами и относятся к группе эйкозаноидов.

Адреналин и норадреналин, синтезируемые в мозговом слое надпочечника и других хромаффинных клетках, а также тиреоидные гормоны являются производными аминокислоты тирозина. Белковые гормоны гидрофильны и могут переноситься кровью как в свободном, так и в частично связанном с белками крови состоянии. Стероидные и тиреоидные гормоны липофильны (гидрофобны), отличаются небольшой растворимостью, основное их количество циркулирует в крови в связанном с белками состоянии.

Гормоны осуществляют свое биологическое действие, комплексируясь с рецепторами информационными молекулами, трансформирующими гормональный сигнал в гормональное действие. Большинство гормонов взаимодействует с рецепторами, расположенными на плазматических мембранах клеток, а остальные гормоны – с рецепторами, локализованными внутриклеточно, т. е. с цитоплазматическими и ядерными эффектами.

*Задание 18.* Варианты действия гормонов.

*Ответ.* В настоящее время различают следующие варианты действия гормонов:

1) гормональное, или гемокринное, т. е. действие на значительном удалении от места образования;

2) изокринное, или местное, когда химическое вещество, синтезированное в одной клетке, оказывает действие на клетку, находящуюся в тесном контакте с первой, и высвобождение этого вещества осуществляется в межклеточную жидкость и кровь;

3) нейрокринное, или нейроэндокринное (синаптическое и несинаптическое), действие, когда гормон, высвобождаясь из нервных окончаний, выполняет функцию нейротрансмиттера или нейромодулятора, т. е. вещества, изменяющего (обычно усиливающего) действие нейротрансмиттера;

4) паракринное действие (разновидность изокринного действия, но при этом гормон, образующийся в одной клетке, поступает в межклеточную жидкость и влияет на ряд клеток, расположенных в непосредственной близости);

5) юкстакринное действие (разновидность паракринного действия, когда гормон не попадает в межклеточную жидкость, а сигнал передается через плазматическую мембрану рядом расположенной другой клетки);

6) аутокринное действие, когда высвобождающийся из клетки гормон оказывает влияние на ту же клетку, изменяя ее функциональную активность;

7) солинокринное действие, когда гормон из одной клетки поступает в просвет протока и достигает таким образом другой клетки, оказывая на нее специфическое воздействие (например, некоторые желудочно-кишечные гормоны).

Синтез белковых гормонов, как и других белков, находится под генетическим контролем, и типичные клетки млекопитающих экспрессируют гены, которые кодируют от 5000 до 10 000 различных белков, а некоторые высокодифференцированные клетки до 50 000 белков. Любой синтез белка начинается с транспозиции сегментов ДНК, затем транскрипции, посттранскрипционного процессинга, трансляции, посттрансляционного процессинга и модификации. Многие полипептидные гормоны синтезируются в форме больших предшественников-прогормонов (проинсулин, проглюкагон, проопиомеланокортин и др.). Конверсия прогормонов в гормоны осуществляется в аппарате Гольджи.

*Задание 19.* Обмен углеводов в организме животных.

*Ответ.* Основным источником энергии для организма являются углеводы, они покрывают его потребности на 60–70 %. Источником

углеводов для организма служат растительные ткани, содержащие до 90 % углеводов от сухого вещества, и в меньшей степени животные ткани, содержащие до 2 % углеводов от сухого вещества.

Превращение углеводов в организме начинается с процессов переваривания. Углеводы кормов (полисахариды и дисахариды) подвергаются в желудочно-кишечном тракте расщеплению до моносахаридов и только в таком виде всасываются в кровь и используются организмом. У животных с многокамерным желудком образующиеся моносахариды (глюкоза) под действием ферментов микроорганизмов подвергаются процессам различного вида брожения, и только часть поступает в кровь. Основными продуктами сбраживания глюкозы являются низкомолекулярные жирные кислоты, которые за свою летучесть при нагревании названы летучими жирными кислотами (ЛЖК). Тканевый обмен поступивших в организм моносахаридов (в основном глюкозы) включает в себя реакции синтеза (гликогена, лактозы и т. д.) и реакции окисления углеводов до углекислого газа и воды с выделением энергии. Окисление углеводов происходит поэтапно, сначала в анаэробных условиях (гликолиз), затем в аэробных условиях (цикл трикарбоновых кислот, пентозофосфатный путь), поставляя организму энергию и промежуточные вещества окисления (метаболиты) для синтеза собственных веществ. Контролируют тканевый обмен углеводов в основном гормоны поджелудочной железы (инсулин и глюкагон) и мозгового слоя надпочечников (адреналин и норэпинефрин).

Судить об изменениях, возникающих в организме при нарушении обмена углеводов, можно по содержанию глюкозы в крови. В норме концентрация сахара (глюкозы) в крови – показатель относительно постоянный и зависит от вида животного. Для большинства сельскохозяйственных животных содержание глюкозы находится в пределах 60–100 мг% (3,3–5,5 ммоль/л). Для КРС этот показатель составляет 46,0–54,0 мг% в связи с поступлением в кровь не глюкозы, а ЛЖК, кур – 130–260 мг%, рыб – 40–60 мг%. Коэффициент пересчета в ммоль/л – 0,0055. Снижение уровня сахара в крови (гипогликемия) наблюдается при углеводном голодании, заболеваниях печени, почек, отравлении бензолом, хлороформом, фосфором и его солями, при гиперфункции поджелудочной железы, заболевании лейкозом, ацетонемии, диспепсии. Повышение сахара в крови (гипергликемия) имеет место при обильном кормлении углеводистыми кормами, гиперфункции щитовидной железы, коры надпочечников, гипофиза, при панкреатитах и сопровождается гликозурией (выделением сахара с мочой).

*Задание 20.* Напишите уравнения реакций превращения аденина и гуанина в организме животных.

*Ответ.* Нуклеотиды принадлежат к наиболее сложным метаболитам. Их биосинтез требует много времени и высоких затрат энергии. Поэтому понятно, что нуклеотиды не полностью разрушаются, а по большей части снова участвуют в синтезе. Прежде всего, это относится к пуриновым основаниям – аденину и гуанину. В организме высших животных около 90 % пуриновых оснований снова превращаются в нуклеозидмонофосфаты, связываясь с фосфорибозилдифосфатом. Участие пиримидиновых оснований в ресинтезе весьма незначительно.

Распад пуринов и пиримидинов протекает различными путями. В организме животных, птиц и рыб пурины распадаются до мочевой кислоты и в такой форме выводятся с мочой. Пуриновое кольцо при этом остается незатронутым. Напротив, кольцо пиримидиновых оснований (урацила, тимина и цитозина) разрушается до небольших фрагментов, которые снова включаются в метаболизм или могут выводиться из организма.

Гуанозинмонофосфат (ГМФ (GMP)) распадается в две стадии до гуанозина, а затем – до гуанина (Gua). Гуанин дезаминируется с образованием другого пуринового основания – ксантина. В наиболее важном пути распада аденозинмонофосфата (АМФ (AMP)) нуклеотид дезаминируется с образованием инозинмонофосфата (ИМФ (IMP)). Из ИМФ, аналогично распаду ГМФ, образуется пуриновое основание гипоксантин. Один и тот же фермент, ксантиноксидаза, превращает гипоксантин в ксантин, а ксантин – в мочевую кислоту. На каждой из этих стадий реакции в субстрат вводится оксогруппа окислением молекулярным кислородом. В качестве другого продукта реакции образуется токсичный пероксид водорода ( $H_2O_2$ ), который удаляется пероксидазами.

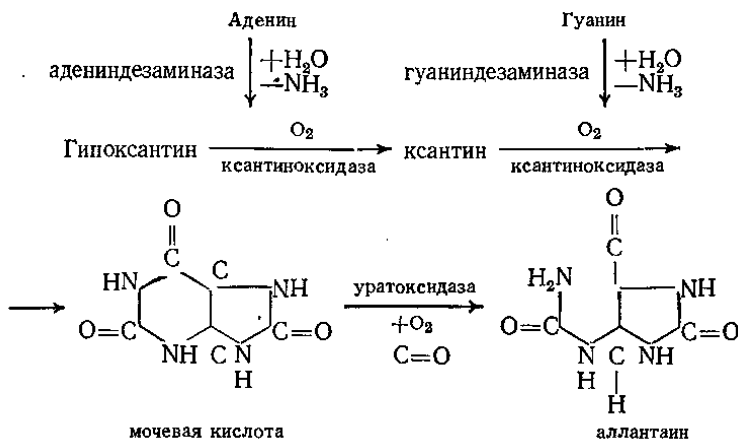
У большинства млекопитающих мочевая кислота разрушается в результате раскрытия кольца под действием уриказы с последующим выведением из организма образующегося аллantoина. В организме приматов, в том числе человека, аллantoин не образуется, а конечным продуктом катаболизма пуринов является мочевая кислота (как у птиц и многих рептилий). У большинства других животных деградация пуринов приводит к образованию аллantoиновой кислоты, мочевины и гликосилата.

В составе кормов нуклеиновые кислоты расщепляются в двенадцатиперстной кишке под воздействием ферментов поджелудочной желе-

зы – нуклеаз. Рибонуклеаза гидролизует только РНК, отделяя пиримидиновые мононуклеотиды и олигонуклеотиды, имеющие на 3-конце пиримидиновые нуклеотиды с фосфатной группой у 3-гидроксильной группы.

Для активации дезоксирибонуклеазы требуются  $Mg^{2+}$  и  $Mn^{2+}$ , и они гидролизуют ДНК до олигонуклеотидов. Диэстеразы слизистой оболочки кишечника гидролизуют олигонуклеотиды до мононуклеотидов.

### Распад аденина и гуанина



Из представленной схемы видно, что пуриновое кольцо расщепляется не полностью. Адениндезаминаза и гуаниндезаминаза – специфические ферменты, гидролизующие аденин на гипоксантин и аммиак, а гуанин – на ксантин и аммиак. Гипоксантин и ксантин под действием флавинового фермента ксантиноксидазы подвергаются дальнейшему окислению до мочевой кислоты. Мочевая кислота у птицы, человека и других приматов является конечным продуктом обмена, а у млекопитающих под действием фермента уратоксидазы мочевая кислота подвергается дальнейшему окислению до аллантаина. Некоторые животные, например долматские собаки, хотя и имеют уратоксидазу в печени, но из-за отсутствия реабсорбции мочевой кислоты почками выделяют ее с мочой. Свиньи содержат недостаточно активную гуаниндезаминазу и поэтому выделяют в качестве конечных продуктов пуринового обмена наряду с аллантаином и гуанин. Описаны случаи забо-

левания свиней гуаниновой подагрой, обусловленной отложением гуаниновых кристаллов в суставах.

Нуклеотиды подвергаются дальнейшему гидролизу кишечными фосфатазами и нуклеотидазами до нуклеозидов и свободного фосфора. В кишечнике нуклеозиды не подвергаются дальнейшему гидролизу и всасываются в неизменном виде. N-гликозидная связь нуклеозидов расщепляется нуклеозидазами селезенки, печени, почек и костного мозга. В результате гидролиза освобождаются пуриновые и пиримидиновые основания, а рибоза и дезоксирибоза подвергаются дальнейшему окислению. Пентозы окисляются так же, как и углеводы.

*Задание 21.* Биологическая сущность обмена белков.

*Ответ.* Белки являются основной составной частью протоплазмы. Обмен белков в общем обмене веществ занимает ведущее место. Белки обеспечивают воспроизводство основных структурных элементов клеток, тканей и органов, выполняют регуляторную, каталитическую, транспортную, защитную и энергетическую функции.

Питательная ценность белка для животных организмов определяется аминокислотным составом. Белок считается полноценным, если содержит все жизненно важные аминокислоты (незаменимые). Одного грамма такого белка достаточно для восстановления одного грамма тканевого белка.

Белок, поступая в составе пищи в организм, расщепляется в ЖКТ при участии группы протеолитических ферментов до смеси аминокислот. Аминокислоты всасываются и поступают вначале в печень. Часть аминокислот используется клетками печени для синтеза различных белков, а также превращения в гликоген (гликогенные кислоты) и липиды. Часть аминокислот разносится кровью дальше к различным органам и тканям и используется для синтеза специфических тканевых белков. Только незначительная часть аминокислот используется как энергетический материал.

Тканевое превращение аминокислот включает синтез заменимых аминокислот (в реакциях восстановительного аминирования и переаминирования), а из них далее пептидов и белков организма и расщепление аминокислот, образовавшихся в результате гидролиза устаревших биомолекул белка. Окисление аминокислот происходит вначале в реакциях декарбоксилирования и дезаминирования и заканчивается в цикле трикарбоновых кислот. В процессе декарбоксилирования образуются биогенные амины – вещества, обладающие сильным физиоло-

гическим действием. Поэтому тканевое декарбоксилирование аминокислот носит избирательный характер. Конечными продуктами распада аминокислот в организме являются аммиак, мочевая кислота, мочевина, углекислый газ и вода.

*Задание 22.* Роль желчи в пищеварении.

*Ответ.* Желчь является секретом печеночных клеток и представляет собой жидкость с удельным весом 1,008–1,015 и щелочной реакцией рН 7,3–8,0. В ее состав входят минеральные вещества, желчные кислоты, пигменты, холестерин, муцин, фосфолипиды, жирные и нейтральные кислоты, витамины А, В, С и некоторые ферменты (амилаза, фосфатаза, протеаза, каталаза, оксидаза), аминокислоты, глюкопротеиды и ряд других веществ. Основными компонентами желчи являются желчные кислоты, пигменты и холестерин. Желчные кислоты являются оксипроизводными холановой кислоты, предшественником которой является холестерин.

В процессах пищеварения желчь эмульгирует жиры. Образование тонкой эмульсии увеличивает площадь соприкосновения фермента и субстрата, что делает триацилглицерин более доступными для действия липаз. Желчные кислоты образуют с длинноцепочными жирными кислотами три-, ди- и моноацилглицеринами водорастворимые комплексы, что способствует их всасыванию и стимулирует ресинтез жира в слизистой кишечника. Считается, что для всасывания одной жирной кислоты требуется от 2 до 4 желчных кислот.

Желчные кислоты активируют липазу и способствуют всасыванию каротинов, витаминов Е, Д, К, аминокислот, холестерина животного происхождения, солей кальция. Желчные кислоты нейтрализуют пепсин путем его осаждения, предохраняя трипсин от расщепления, усиливают перистальтику кишечника и отделение панкреатического сока, активируют деятельность некоторых протеаз. Желчь оказывает бактерицидное действие на кишечную микрофлору, предупреждая развитие гнилостных процессов. В ее составе удаляются из организма некоторые яды, продукты расщепления гема (билирубин, биливердин), холестерин, соли железа и кальция.

У рыб (щука, налим, окунь, плотва, лещ, карп, сиг и др.), обитающих в водоемах разного типа, преобладают в составе желчи холевая ( $C_{23}H_{36}(OH)_3-COOH$ ) и хенодезоксихолевая кислоты, связанные с таурином. У карповых обнаружены желчные спирты, однако доминирующим компонентом является холевая кислота. Хищные рыбы имеют более высокое относительное содержание холевой кислоты (80–90 %)

по сравнению с рыбами, питающимися планктонными организмами (70–80 %). Желчеотделение у рыб происходит непрерывно, независимо от наличия в кишечнике пищи и не прекращается даже при голодании.

*Задание 23.* Особенности переваривания углеводов в кишечнике рыб.

*Ответ.* Углеводы корма практически без изменений переходят из желудка в тонкий отдел кишечника. У безжелудочных рыб углеводы пищи через короткий пищевод сразу попадают в кишечник. В просвет кишечника изливаются кишечный и панкреатический соки, в составе которых обнаруживают до 22 ферментов, участвующих в переваривании белков, липидов, углеводов. У рыб кишечный сок выделяется эпителиоцитами слизистой оболочки всех отделов кишечника. Плотная часть кишечного сока представлена в основном отторгнутыми эпителиальными клетками, которые содержат основную массу пищеварительных ферментов и служат источником эндогенного питания, компенсируя недостаточное поступление с пищей органических веществ. Жидкая часть кишечного сока (вода и электролиты) способствует разжижению содержимого кишечника и созданию щелочной среды, наиболее оптимальной для ферментов кишечного сока и поджелудочной железы.

У рыб основное переваривание пищевых веществ, в том числе и углеводов, происходит за счет ферментов, выделяемых панкреатической железой. Панкреатическая железа может не иметь строгой локализации и выделять сок через самостоятельный проток или совместно с желчью. Это бесцветная слабощелочная жидкость (рН 7,3–8,7). Ферменты кишечного и панкреатического соков проявляют максимальную активность в пределах рН 6,0–7,5. У желудочных рыб рН кишечного содержимого составляет 6,4–7,3, у безжелудочных – 7,0–8,6. Необходимые значения реакции среды достигаются наличием в выделяемых соках бикарбонатов и слизи кишечного канала. Ферменты, участвующие в гидролизе углеводов, представлены глюкозидазами (карбогидразами), основными из которых являются амилазы ( $\alpha$ -,  $\beta$ -,  $\gamma$ -амилазы), мальтаза, сахараза, трегалаза, фосфотаза. У некоторых рыб обнаружена в незначительном количестве лактаза.

Гидролиз полисахаридов гликогена и крахмала протекает при участии четырех видов амилаз:  $\alpha$ -амилазы,  $\beta$ -амилазы,  $\gamma$ -амилазы и глюкоамилазы;  $\alpha$ - и  $\beta$ -амилазы осуществляют гидролиз крахмала и гликогена преимущественно по  $\alpha$  (1–4)-связи до дисахарида мальтозы, глю-

коамилаза по  $\alpha$  (1–6)-связи до глюкозы,  $\gamma$ -амилаза (собственно кишечный фермент) последовательно отщепляет остатки глюкозы с концов олиго- и полисахаридов. В результате действия амилаз образуются промежуточные продукты гидролиза крахмала – декстрины ( $C_6H_{10}O_5$ )<sub>x</sub>. В зависимости от величины остатков амилозных цепей выделяют амило-, эритро-, ахро- и мальтодекстрины. При образовании последних включается в работу фермент мальтаза и гидролизует мальтозу до двух молекул  $\alpha$ -D-глюкозы. По такой же схеме протекает гидролиз гликогена.

В кишечнике рыб обнаружены олигазы: сахараза (инвертаза), лактаза (галактозидаза) и трегалаза. В пищеварении рыб сахараза и лактаза не играют такой роли, как у теплокровных, их немного, и они малоактивны. У карповых сахараза не обнаружена. Расщепление сахарозы может осуществляться более активной мальтазой ( $\alpha$ -гликозидазой). Разрыв гликозидазной связи при участии мальтазы идет со стороны остатка  $\alpha$ -глюкозы, сахараза осуществляет разрыв со стороны  $\beta$ -фруктозы. Из олигаз наиболее активна трегалаза, расщепляющая дисахарид трегалозу. В некоторых видах водорослей содержание трегалозы может достигать 10–15 % от сухого вещества.

У растительноядных рыб количество и активность амилолитических ферментов выше, чем у хищных. Например, у карпа амилаза в 1000 раз более активна, чем у щуки. Рыбы сильно различаются между собой по гликолитической активности кишечника, т. е. по количеству выделяемых пищеварительными железами амилазы и гликозидаз. Полисахариды хорошо перевариваются такими растительноядными рыбами, как толстолобик, амур, тиляпия. Карпы усваивают крахмал значительно хуже. Их пища не должна содержать более 15–20 % крахмала. При избыточном содержании его в пищевом рационе наблюдается расстройство пищеварения и в результате резко замедляется рост рыбы. Использование длительных протеиновых диет у растительноядных рыб изменяет реакцию среды кишечного содержимого в кислую сторону и тем самым снижает активность амилолитических ферментов, повышая активность протеолитических ферментов. Одновременно происходит снижение доли амилолитических ферментов в пищеварительных соках.

*Задание 24.* Переваривание липидов у рыб.

*Ответ.* Наряду с естественными кормами в рыбоводстве используют искусственно составленные кормовые смеси, включающие определенное количество животных кормов с преобладанием в них насы-

ценных и моноеновых кислот (18:1) и растительных, где в основном доминирует линолевая кислота. В качестве добавки в искусственные кормовые смеси вводят фосфолипиды, содержащие более 60 % линолевой кислоты (кровяная, водорослевая мука). Универсальных рекомендаций по оптимальному содержанию жиров для рыб нет. Считается, что жиров в питании различных видов рыб должно быть не менее 7,5 % от всех питательных веществ в возрасте до 1 года и не менее 4 % старше 1 года. Максимальное количество вводимого жира может достигать 25 %. Вводя жиры в рацион рыб, необходимо учитывать связь между количеством белка и жира. Чем больше белка, тем больше должно быть жира. Связано это с тем, что у рыб тканевое превращение углеводов и белков в резервные жиры тела происходит в значительно меньшей степени, чем у теплокровных животных. Поэтому жиры корма выступают как единственный источник в биосинтезе запасных жиров. Кроме того, жиры пищи в процессе пищеварения растворяют жирорастворимые витамины и способствуют их всасыванию в лимфу и кровь.

С пищей в организм поступают в основном триацилглицерины (триглицерины, или жиры), в меньшей степени – фосфолипиды, воска, стероиды. Рыбы всех видов независимо от состава корма способны переваривать липиды и, прежде всего, жиры. Гидролиз жиров и всасывание продуктов гидролиза у рыб и млекопитающих осуществляется по общему типу. Попадая в желудочно-кишечный тракт, липиды при участии эстераз желудочного, панкреатического и кишечного соков подвергаются гидролизу до высших жирных кислот, глицерина, холестерина, высших одноатомных спиртов.

У некоторых видов рыб, как и у теплокровных, обнаружена желудочная липаза, способная гидролизовать связи предварительно эмульгированных жиров. Доля желудочного переваривания жиров не превышает 3–10 %, и участие этого фермента в пищеварении рыб мало изучено. Основное расщепление жиров пищи (90–95 %) происходит в тонком отделе кишечника. Вначале отщепляется одна из крайних кислот и образуется диацилглицерин, затем отщепляется вторая крайняя кислота с образованием моноацилглицерина. Связи 1 и 3 гидролизуются быстро, а затем идет медленно гидролиз 2-моноацилглицерина. Гидролиз связей 1 и 3 осуществляют более активные панкреатические липазы (рН 7,0–9,0). Панкреатическая липаза выделяется в неактивной форме. В активное состояние она переходит при участии желчных кислот и проявляет специфичность в отношении гидролизуемых свя-

зей. Активность липаз у рыб примерно в тысячу раз ниже, чем у теплокровных, но при этом панкреатическая липаза примерно в 20 раз активнее кишечной. Панкреатические липазы преимущественно действуют на длинноцепочные триацилглицерины ( $C_{12}$ – $C_{18}$ ) и обладают более выраженным сродством с насыщенными жирными кислотами, чем с ненасыщенными. Основными продуктами гидролиза жира при участии панкреатических липаз являются диацилглицерины. Заключительные стадии гидролиза осуществляют кишечные липазы (рН 7,0–9,0) на мембранах эпителиоцитов тонкого кишечника. Они проявляют более высокую активность в отношении триглицеринов, содержащих остатки короткоцепочных жирных кислот ( $C_4$ – $C_6$ ) и моноглицеринов, вообще не требующих эмульгирования.

*Задание 25. Обмен минеральных веществ.*

*Ответ.* В организме животных и сельскохозяйственной птицы содержится до 70 химических элементов, что составляет 2–5 % от массы тела. Поступают они в организм в составе пищи и потребляемых жидкостей. В процессе пищеварения минеральные вещества усваиваются в основном в тонком отделе кишечника, часть может всасываться в желудке (преджелудках) и толстом отделе кишечника. Путем пассивной диффузии всасывается небольшая доля ионов, основная масса солей в виде ионов и катионов переносится активно с затратой энергии и контролируется нейрогуморальным путем.

В организме минеральные вещества избирательно откладываются в различных органах и тканях и извлекаются по мере необходимости, благодаря чему регулируется и поддерживается относительно постоянный состав тканей и жидкостей организма. Так, в костной ткани сосредоточено до 99 % всех минеральных веществ организма, прежде всего это катионы кальция и магния в виде апатитов, фосфатов, карбонатов, а также фтор, стронций, цезий, алюминий, свинец, олово и другие микроэлементы. В печени концентрируется железо, медь, кобальт, марганец, никель, молибден, селен. Кожа и мышцы накапливают натрий и калий.

В зависимости от содержания в организме различают группу макроэлементов и микроэлементов. К макроэлементам относят элементы, содержание которых превышает сотые доли процента (фосфор, кальций, калий, магний, сера, хлор, натрий). Содержание микроэлементов в организме исчисляется тысячными и десятитысячными долями процентов (железо, кобальт, цинк, марганец, йод, бром, никель и др.). Как правило, в организме больше тех элементов, которые образуют в воде

растворимые соединения, чем тех, которые не образуют в воде растворимых соединений.

Минеральные вещества присутствуют в организме в различных формах:

1) прочно связанные с органическими веществами (S – в составе белка, P – в нуклеиновых кислотах, Fe – в гемоглобине, Zn и Cu – в молекулах ферментов);

2) в форме нерастворимых отложений (Ca и P в костной ткани);

3) в растворенном состоянии в биологических жидкостях и цитозоле клеток (катионы  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$ , анионы  $Cl^-$ ,  $SO_4^{2-}$ ,  $PO_4^{3-}$ ).

Основная роль минеральных веществ в организме заключается в регуляции кислотно-щелочного равновесия, проницаемости мембран, поддержании на постоянном уровне осмотического давления клеток, крови, лимфы. Минеральные вещества участвуют в построении и формировании молекул белка и других соединений, изменяют активность ферментов, отвечают за передачу нервного импульса.

Характерной особенностью обмена минеральных элементов является антагонизм, синергизм их действия и взаимозаменяемость. Так, там, где ионы  $K^+$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Mn^{2+}$ ,  $Ni^{2+}$  выступают активаторами ферментов, ионы  $Na^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Zn^{2+}$ , Cu соответственно – ингибиторами. Изменения степени окисления элемента в процессе его обмена сопровождается резкой сменой его физиологической активности. Так,  $Cr^{2+}$  стимулирует белковый, углеводный и жировой обмен в организме, а  $Cr^{6+}$  блокирует окислительное фосфорилирование. Всасывание  $Fe^{2+}$  происходит легче, чем  $Fe^{3+}$ .

Минеральные вещества в организме, как и все другие вещества, постоянно обновляются, часть выводится в составе продукции (с 1 л молока выводится 1 г Ca, с одним яйцом весом 56 г выводится 2 г кальция и 0,12 г фосфора). Для организма важно не только количество поступающих отдельных химических элементов, но и их соотношения (кальций и фосфор – 2:1, натрий, калий и кальций – 1:1:1,5). Нарушение поступления количества и соотношения отдельных элементов в кормах приведет к дисбалансу этих элементов в организме и проявится различными заболеваниями.

*Задание 26. Биохимия крови.*

*Ответ.* Химический состав биологических жидкостей и, прежде всего, крови является относительно постоянным для одного вида животных. В организме в результате обмена веществ непрерывно расходуются одни и накапливаются другие вещества, поэтому постоянство

состава крови (гомеостаз) может меняться в зависимости от типа кормления, возраста и физиологического состояния организма. Биохимические исследования концентрации компонентов крови позволяют судить о течении обменных процессов в организме. Обнаружение патологических отклонений с помощью лабораторно-биохимических исследований происходит путем сравнения величин, характерных для здорового и больного животного. Областью нормальных значений (физиологической нормой), считают обычно значения, полученные при обследовании группы здоровых животных в строго определенных условиях. Область наиболее вероятных значений исследуемых компонентов крови (или другой биологической жидкости, ткани), характерных для данного вида животных, оформляют как справочный материал и используют как эталон при объективной характеристике физиологических состояний организма. Для правильной оценки биохимических результатов следует учитывать ряд факторов: биохимическую индивидуальность исследуемого организма и данного вида в целом, условия взятия и хранения пробы, выбор метода исследования.

Для большинства сельскохозяйственных животных плотность крови колеблется в пределах 1,050–1,060. Плотность форменных элементов (1,090) выше, чем плазмы (1,025–1,030), что объясняет выпадение их в осадок при стоянии крови (СОЭ). Вязкость крови в 4,5–6,0 раз, а сыворотки в 1,5–2,0 раза выше, чем вязкость воды. Осмотическое давление крови обусловлено поступлением и удалением из нее воды и электронов и находится в пределах 0,697–0,793 МПа. Концентрация водородных ионов (рН) лежит в пределах 7,29–7,52 и обеспечивается буферными системами крови. Концентрация сахара (глюкозы) крови находится в пределах 1,32–5,50 ммоль/л, белков – 62,0–81,0 г/л, липидов 1,5–12,0 г/л, кальция – 1,25–3,50 ммоль/л, фосфора 0,50–3,42 ммоль/л.

*Задание 27.* Общая биохимия мочи.

*Ответ.* Основной жизненно важной функцией почек является образование мочи. Моча – это биологическая жидкость, образующаяся в результате работы почечных структурных единиц – нефронов.

На первом этапе в нефронах вначале формируется первичная моча. Она содержит в основном воду и низкомолекулярные компоненты плазмы крови: 99 % ультрафильтрата крови затем реабсорбируется в проксимальных канальцах нефрона, в основном это ионы  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ , вода, фосфаты неорганические, глюкоза, аминокислоты, белки. Причем глюкоза и белки реабсорбируются почти полностью,

аминокислоты – на 99 %, вода – на 96 %, остальные вещества – более чем наполовину. Формирование вторичной мочи происходит в дистильных каналах и собирательных трубках. Суточный объем мочи зависит от вида, возраста, физиологического состояния организма, количества потребленной воды и состава корма, породы и других факторов. Среднесуточный объем мочи у сельскохозяйственных животных находится в пределах от 0,1–0,4 л у кроликов до 6–23 л у КРС.

В составе мочи из организма удаляется избыток воды, конечные продукты тканевого обмена, осмотически активные вещества, яды, медпрепараты и продукты их обезвреживания.

Выделение мочи является одним из важнейших механизмов поддержания гомеостаза, исследование ее состава дает информацию об общем состоянии организма. Нарушение обмена веществ сопровождается изменением химического состава крови, в свою очередь, химический состав мочи отражает даже незначительные сдвиги в химизме крови, что позволяет диагностировать заболевание и контролировать эффективность лечения и кормления животных.

*Задание 28.* Переваривание белков в желудочно-кишечном тракте свиней.

*Ответ.* Однокамерный желудок, а также сычуг у животных с многокамерным желудком обладают сложной секреторной деятельностью. Слизистая оболочка желудка снабжена большим количеством желез, выделяющих желудочный сок. В фундальных железах дна желудка различают три рода клеток: главные, обкладочные и добавочные. Главные клетки вырабатывают ферменты, обкладочные – соляную кислоту, добавочные – слизь, содержащую мукоид.

Вся поверхность слизистой желудка покрыта толстым слоем слизистого мукоида, который облегчает передвижение и перемешивание кормовой массы и предохраняет слизистую от повреждения грубыми частицами корма и вредными веществами.

Желудочный сок – это сложная по составу биологическая жидкость, содержащая большое количество соляной кислоты, в связи с чем сок имеет очень кислую реакцию (рН 0,9–2,5). Это самая кислая биологическая среда в организме.

Количество выделяемого желудочного сока за сутки составляет: у крупного рогатого скота – 30 л, овцы, свиньи – 4, лошади – 20, собаки – 2–3 л. Желудочный сок содержит около 0,5 % сухих веществ, которые представлены органическими и неорганическими веществами. Органические вещества представлены белками, сывороточными гло-

булинами и альбуминами, муцином, ферментами. Основными протеолитическими ферментами желудочного сока являются пепсин, химозин, катепсин. В желудочном соке присутствуют кислоты (основные – это соляная и молочная), соли (Na, K, Ca, Mg и др.).

Роль соляной кислоты в желудочном соке весьма разнообразна:

- она способствует набуханию белков, т. е. увеличивает объем и облегчает этим действие протеолитических ферментов;
- обладает бактерицидным действием – разрушает бактерии и прекращает этим гнилостные и бродильные процессы;
- создает благоприятные условия реакции среды для действия пепсина, так как при pH 5–6 пепсин теряет активность;
- активирует пепсиноген, превращая его в активную форму – пепсин.

Переваривание белков в желудке свиньи начинается с действия пепсина. Это однокомпонентный фермент альбуминовой природы. Пепсин вырабатывается главными клетками в неактивном состоянии в виде зимогена, называемого пепсиногеном. Под влиянием соляной кислоты он превращается в активный пепсин. Сущность реакции превращения пепсиногена в пепсин сводится к отщеплению от пепсина парализатора. Молекулярный вес пепсиногена составляет 42000, пепсина – 35000.

Действию пепсина поддаются почти все белки, но интенсивность его воздействия неодинакова. Трудно перевариваются под действием пепсина белки соединительной ткани коллаген и эластин, а кератины, муцин, мукоиды совсем не перевариваются. Это очень важно для предохранения стенок желудка от переваривания. При действии пепсина на белок происходит гидролитическое расщепление пептидных связей  $-NH-CO-$ , довольно далеко расположенных от концов полипептидной цепи. Опытами установлено, что пепсин катализирует расщепление пептидных связей между ароматическими аминокислотами (тирозином или фенилаланином) с одной стороны и дикарбоновыми кислотами (аспарагиновой или глутаминовой) – с другой. Продукты расщепления белковой молекулы под действием пепсина получили название альбумозы и пептоны.

Говоря о переваривании белков в желудке свиней, следует отметить особенность этих процессов у поросят-сосунов. Концентрация и активность многих пищеварительных ферментов у молодых поросят до пятидневного возраста отличается от таковой у взрослых свиней. Так, активность пепсина при рождении низка и заметно увеличивается

к трехнедельному возрасту. Это объясняется тем, что у только что родившихся поросят нет свободной соляной кислоты в желудке, она начинает появляться с третьей декады их жизни. К моменту отъема активность пепсина почти такая же, как у взрослых свиней. Поэтому у поросят и у молодняка других видов скота вместо пепсина действует другой фермент желудочного сока – катепсин. Он гидролизует белки (в основном молока) до высокомолекулярных пептидов при pH 4,0–5,0. У взрослых животных катепсин мало активен. По-видимому, катепсин имеет значение в начальные периоды жизни животных, когда действие пепсина проявляется еще не в полной мере и реакция сока менее кислая.

В результате расщепления белков в желудочно-кишечном тракте образуются аминокислоты, которые и всасываются в кровь, всасывается и некоторая часть полипептидов. Всосавшиеся аминокислоты через воротную вену поступают в печень, здесь из них синтезируются плазменные белки (альбумины, глобулины, фибриноген), а большая часть аминокислот, проходя через печень, поступает в общий круговорот крови и используется в тканях для синтеза клеточного белка, белков молока, яиц, шерсти, ферментов. Аминокислоты также используются для обновления клеточных белков, т. е. замены некоторой части старых клеточных белков новыми.

При недостатке белков в кормах или при нарушении белкового обмена снижается функция ферментов, секреция эндокринных желез, нарушаются биохимические комплексы белков с витаминами и др.

#### **4. ЗАДАНИЯ ДЛЯ САМОПОДГОТОВКИ**

1. Пентофосфатный путь окисления углеводов, его значение для организма. Напишите уравнение реакции образования седогептулозы-7-фосфат и 3-фосфоглицеринового альдегида.

2. В каких отделах ЖКТ, с участием каких ферментов и до каких веществ происходит гидролиз углеводов? Приведите схему гидролиза крахмала.

3. Где и с участием каких механизмов происходит процесс всасывания моносахаридов в ЖКТ? Напишите уравнение реакции фосфорилирования фруктозы.

4. В чем заключается биологическое значение гликогена? Напишите реакцию фосфолиза гликогена.

5. Особенности переваривания углеводов у многокамерных животных. Виды брожения. Как организм использует конечные продукты брожения?

6. Глюконеогенез. Его значение для организма. Напишите структурные формулы гликогена и соединений, из которых возможен его синтез.

7. Анаэробное окисление моносахаридов. Его ключевые реакции и значение для живой клетки.

8. Напишите схему окисления глюкозы до молочной кислоты. Приведите обоснованный расчет энергетического баланса гликолиза и гликогенолиза.

9. Аэробное окисление углеводов. Значение цикла Кребса для живого организма. Напишите уравнения реакций ЦТК, связанных с процессом окислительного фосфорилирования.

10. Опишите амфиболическую и водородную функцию цикла трикарбоновых кислот. Приведите структурные формулы основных метаболитов ЦТК.

11. Напишите структурные формулы метаболитов, связывающих обмен жиров и углеводов. Напишите схему синтеза глицерина.

12. В виде каких метаболитов включаются белки, жиры и углеводы в ЦТК? Напишите схемы реакций окисления с последующим включением в ЦТК: а) аспарагиновой, б) глутаминовой, в) молочной, г) масляной кислот.

13. Какие конечные продукты образуются при окислении молекулы пировиноградной кислоты в аэробных условиях? Приведите уравнение реакции окислительного декарбоксилирования пирувата. Как на течение этой реакции влияет недостаток витамина В<sub>1</sub> в организме?

14. Какие вещества может использовать организм для биосинтеза гликогена и почему? Напишите схему синтеза гликогена из глюкозы.

15. Роль клетчатки в питании животных, особенности ее превращения у различных видов животных. Напишите схему реакций ферментативного гидролиза целлюлозы.

16. Значение гетерополисахаридов для живых организмов. Напишите структурные фрагменты молекул хондронтинсульфата, гепарина, гиалуроновой кислоты.

17. Опишите механизм ферментативного расщепления белка в ЖКТ животных. Напишите уравнения реакций поэтапного расщепления: а) фенилаланилвалилцистеина, б) тирозилсериллейцина.

18. Особенности превращения белков у многокамерных животных. Напишите схему реакций переваривания молочной кислоты в аланин.

19. Процесс микробиального синтеза белка. Напишите схему реакций включения мочевины в микробиальный синтез аминокислот на примере синтеза глутаминовой кислоты.

20. Превращение циклических аминокислот в толстом отделе ЖКТ животных. Напишите схему реакции превращения триптофана в скатол и его обезвреживания с помощью ФАФС.

21. Факторы, определяющие пищевую полноценность белка. Напишите формулы незаменимых аминокислот.

22. Структура и биологическая роль гемоглобина. Приведите схему распада гемма до конечных продуктов и укажите пути удаления их из организма.

23. Реакции внутриклеточного распада аминокислот. Напишите уравнение реакции переаминирования между: а) щавелевоуксусной кислотой и аланином, б)  $\alpha$ -кетоглутаровой и щавелевоуксусной кислотами, г) пировиноградной кислотой и серином, д) фенилаланином и  $\alpha$ -кетоглутаровой кислотой.

24. Опишите роль аспарагиновой и глутаминовой кислот в процессах детоксикации аммиака. Напишите уравнение реакции синтеза: а) аспарагина, б) глутамина.

25. Опишите процессы дезаминирования аминокислот на примере дезаминирования: а) аспарагиновой кислоты, б) аланина, в) триптофана, г) фенилаланина, д) глицина, е) серина, ж) треонина.

26. Какие вещества образуются при декарбоксилировании аминокислот, какое биологическое действие они оказывают на организм? Напишите уравнение реакции декарбоксилирования: а) гистидина, б) цистеина, в) лизина, г) орнитина, д) гистидина, е) фенилаланина, ж) триптофана.

27. Напишите уравнения реакций основных путей образования аминокислот в организме на примере синтеза: а) аланина, б) аспарагиновой кислоты, в) глутаминовой кислоты, г) серина.

28. Опишите механизм биосинтеза белка. Напишите схему активации: а) серина, б) гистидина, в) валина, г) лейцина, д) метионина.

29. Напишите уравнения реакций основных путей обезвреживания аммиака в организме.

30. Опишите патологические процессы, происходящие в организме при нарушении белкового обмена. Напишите уравнения реакций обезвреживания этиламина.

31. Конечные продукты азотистого обмена у животных, птицы и рыбы. Какие аминокислоты участвуют в процессе обезвреживания аммиака в организме и каким образом?

32. Объясните, с чем связано образование мочевой кислоты у птиц как конечного продукта азотистого обмена.

33. Резервные жиры организма. Их состав и значение для организма животных. Влияет ли фактор кормления на состав резервных жиров и каким образом? Напишите схему реакций синтеза линоленостеаринобутирата.

34. Липиды кормов и кормовых средств. Приведите схему гидролиза лецитина и укажите пути дальнейшего использования продуктов гидролиза в организме животного.

35. Опишите процесс переваривания нейтральных жиров ЖКТ сельскохозяйственных животных. Напишите поэтапный гидролиз конкретного жира.

36. Желчные кислоты, их строение и участие в процессе переваривания жиров. Опишите механизм всасывания жирных кислот. Приведите структурные формулы основных желчных кислот.

37. Особенности переваривания липидов у новорожденных животных. Напишите уравнение реакции гидролиза пальмитостеарина и укажите пути использования продуктов гидролиза в организме.

38. Фосфолипиды, их состав, строение и участие в метаболизме. Напишите схему поэтапного гидролиза кефалина, содержащего остатки пальмитиновой и олеиновой кислот.

39. Какие вещества являются общими для всех фосфолипидов? Укажите источники их поступления в клетку. Напишите уравнение синтеза серилфосфатида.

40. Какие конечные продукты образуются в результате  $\beta$ -окисления жирных кислот с нечетным числом атомов углерода? Раскройте этот вопрос на примере  $\beta$ -окисления валериановой кислоты.

41. Особенности переваривания липидов в преджелудках жвачных животных. Напишите уравнения реакции гидрирования олеиновой кислоты.

42. Опишите механизм ресинтеза жира в слизистой кишечника на примере поэтапного синтеза олеодистеарина. Укажите различия в процессах ресинтеза в слизистой ЖКТ и тканевого синтеза жиров.

43. Как влияют поступающие с кормом холестерол и жирные кислоты на биосинтез холестерина в организме.

44. Пути использования организмом жирных кислот, поступающих в ткани из ЖКТ. Напишите уравнение реакции активирования пальмитиновой и уксусной кислот.

45. Пропишите схему реакций  $\beta$ -окисления: а) капроновой, б) масляной, в) каприловой кислот и рассчитайте энергетический баланс их окисления, учитывая последующее окисление остатков уксусной кислоты в реакциях ЦТК.

46. Укажите необходимые условия и пропишите цитоплазматический биосинтез: а) масляной, б) капроновой, в) каприловой кислот.

47. Каковы пути окисления ненасыщенных жирных кислот в организме. Пропишите реакцию изомеризации 3,4-дигидрокси-3-оксопальмитиновой кислоты в 2,3-трансизомер.

48. Напишите уравнения реакций образования кетонных тел в организме. Каковы причины и последствия усиленного синтеза этих веществ в организме?

49. Напишите схему реакций внутриклеточного перехода от обмена углеводов к обмену жиров на примере синтеза глицерина.

50. Напишите схему реакций внутриклеточного превращения продуктов окисления жиров в аминокислоты на примере синтеза аланина.

51. Напишите схему реакций поэтапного биосинтеза: а) олеопальмитостеарина, б) пальмитодистеарина, в) олеинодипальмитина.

52. Составьте схему гидролиза нуклеиновых кислот в желудочно-кишечном тракте. Напишите уравнение гидролиза гуаниловой кислоты.

53. Какие продукты расщепления нуклеиновых кислот образуются и всасываются в желудочно-кишечном тракте? Напишите гидролиз адениловой кислоты.

54. Механизм биосинтеза пуриновых оснований. Какие вещества служат источниками атомов углерода и азота при образовании пуринового ядра? Напишите формулы этих веществ и пуриновых оснований.

55. Механизм синтеза пиримидиновых оснований. Напишите формулы веществ, необходимых для синтеза пиримидиновых оснований, формулы пиримидиновых оснований.

56. Напишите структурные формулы нуклеотидов, входящих в молекулу ДНК. Опишите механизм образования полинуклеотидов.

57. Напишите схему реакций тканевого гидролиза уридиновой и тимидиновой кислот. Как организм использует конечные продукты гидролиза?

58. Напишите схему реакций образования конечных продуктов распада пуриновых и пиримидиновых оснований.

59. Структура, свойства, роль воды в обмене веществ. Напишите уравнение реакции дегидратации яблочной кислоты.

60. Опишите механизм участия воды в гидратации белков. Приведите примеры реакций с участием эндогенной и экзогенной молекулы воды.

61. Укажите источники поступления воды для живого организма и возрастные изменения количества свободной и иммобилизированной воды в тканях.

62. Понятие кислотно-основного равновесия. Какие гормоны регулируют водно-солевой обмен в организме животных? Ацидоз, алкалоз.

63. Приведите сравнительную характеристику электролитного состава различных тканей (крови, мышечной, нервной).

64. Опишите участие в обмене веществ химического элемента: а) калия, б) натрия, в) кальция, г) магния, д) фосфора, е) серы, ж) железа, з) йода, и) кобальта, к) селена, л) марганца, м) цинка. Какие патологии возникают при нарушении обмена данного элемента?

65. Приведите конкретные примеры применения макро и микроэлементов в зоотехнии и ветеринарии.

66. Химический состав крови животных. Приведите сравнительную характеристику изменений в составе крови в зависимости от возраста и физиологического состояния организма.

67. Составьте формулы буферных систем крови. Раскройте механизм их действия на примере гемо- и оксигемоглобинового буфера.

68. Определение каких показателей крови составляет общую биохимическую картину крови и почему?

69. Основные белки крови, их биологическое назначение.

70. Промежуточные продукты обмена липидов, белков и углеводов в крови и пути их удаления из крови.

71. Форменные элементы крови. Особенности обмена веществ в них.

72. Роль ферментов лейкоцитов в фагоцитарной функции крови. Напишите уравнение реакции гидролиза трипептида аспарагиллейцилаланина.

73. Приведите сравнительную характеристику химического состава плазмы крови и мочи.

74. Диагностическое значение определения химического состава мочи. Какие вещества появляются в моче при нарушении обмена жиров, белков и углеводов. Напишите уравнение реакции декарбоксилирования ацетоуксусной кислоты.

75. Пропишите схемы реакций образования составляющих компонентов мочи: гипуровой кислоты, аммонийных солей, мочевой кислоты, орнитуровой кислоты.

76. Особенности обмена веществ в мышечной ткани. Напишите уравнение реакции образования молочной кислоты и укажите пути ее использования организмом.

77. Приведите характеристику основных белков мышц. Напишите уравнение реакции биосинтеза глицилтриптофана.

78. Опишите химизм мышечного сокращения. Напишите схему реакции синтеза актомиозина.

79. Укажите возможные источники энергообеспечения работающей мышцы. Напишите уравнения реакций перефосфорилирования молекул АДФ.

80. Опишите участие ионов кальция, калия, магния в процессах мышечного сокращения. Напишите уравнение реакции синтеза креатинфосфата.

81. Опишите процессы, происходящие в тканях после убоя животного. Напишите уравнения реакций образования фосфорной и молочной кислот в тканях.

82. Участие клеток печени в белковом обмене организма. Напишите уравнение реакции синтеза глутатиона.

83. Участие клеток печени в углеводном обмене. Напишите уравнение реакции изомеризации монозы в глюкозу с последующим ее фосфорилированием.

84. Участие клеток печени в липидном обмене. Напишите схему реакций биосинтеза кефалина, содержащего остатки линолевой и линоленовой кислот.

85. Опишите роль печени как депо минеральных веществ и витаминов. Напишите уравнение реакции превращения  $\beta$ -каротина в две молекулы витамина А.

86. Опишите детоксикационную функцию печени. Напишите уравнение реакции обезвреживания крезола.

87. Изменение концентрации или появление каких веществ в крови наблюдается при нарушении функций печени. Напишите уравнение образования орнитуровой кислоты.

88. Приведите сравнительную характеристику химического состава различных отделов нервной системы. Напишите уравнение реакции, катализируемое карбоангидразой, объясните механизм ее действия.

89. Особенности обмена белков, углеводов и липидов в нервной ткани. Приведите примеры реакций, катализируемых: а) пероксидазой, б) пируватдегидрогеназной системой ферментов, в) глутаматдекарбоксилазой.

90. Химическая теория передачи нервного импульса. Напишите схему реакции синтеза с последующим инактивированием: а) ацетилхолина, б) серотонина, в)  $\gamma$ -аминомасляной кислоты (ГАМК).

91. Приведите сравнительную характеристику химического состава молока и молозива. Напишите уравнение реакции синтеза конкретного трипептида.

92. Какие вещества служат первоисточником при биосинтезе белков, жиров и углеводов молока. Напишите схему реакций синтеза: а) олеопальмитобутирата, б) лактозы, в) глицилизолеилциласпарагилвалина.

93. Биологическое назначение молока и молозива. Изменение химического состава молока и свойств молока в течение лактации.

94. Химический состав и биологическое назначение яйца. Напишите схему реакций поэтапного гидролиза тирозилвалилцистеина.

95. Биосинтез составных частей яйца. Напишите уравнение реакции взаимодействия холестерина и пальмитиновой кислоты.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Биохимия. Краткий курс с упражнениями и задачами / под ред. чл.-кор. РАН, проф. Е. С. Северина, проф. А. Я. Николаева. – М.: ГЭОТАР-МЕД, 2001. – 448 с.
2. Биохимия животных: учебник для студ. зооинж. и вет. ф-тов с.-х. вузов / А. В. Четчин [и др.]; под ред. проф. А. В. Четчина. – М.: Высш. шк., 1982. – 511 с.
3. Грандберг, И. И. Органическая химия: учебник для студ. вузов, обуч. по агроном. спец. / И. И. Грандберг. – 6-е изд., стереотип. – М.: Дрофа, 2004. – 672 с.
4. Жеребцов, Н. А. Биохимия: учебник / Н. А. Жеребцов, Т. Н. Попова, В. Г. Артюхов. – Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2002. – 696 с.
5. Ким, А. М. Органическая химия: учеб. пособие / А. М. Ким. – 3-е изд., испр. и доп. – Новосибирск: Сиб. унив. изд-во, 2002. – 971 с.
6. Кононский, А. И. Биохимия животных: учеб. пособие для вузов / А. И. Кононский. – Киев: Выща шк. Головное изд-во, 1980. – 432 с.
7. Тюкавкина, Н. А. Биоорганическая химия: учебник / Н. А. Тюкавкина, Ю. И. Бауков. – М.: Дрофа, 2005. – 542 с.
8. Цыганов, А. Р. Биохимия. Практикум: учеб. пособие / А. Р. Цыганов, И. В. Сучкова, И. В. Ковалева. – Минск: ИВЦ Минфина, 2007. – 150 с.
9. Белясова, Н. А. Биохимия и молекулярная биология: учеб. пособие / Н. А. Белясова. – Минск: Книжный дом, 2004. – 416 с.
10. Зайцев, С. Ю. Биохимия животных / С. Ю. Зайцев. – СПб.: Изд-во «Лань», 2004. – 382 с.
11. Николаев, А. Я. Биологическая химия: учебник / А. Я. Николаев. – М.: Мед. информ. агентство, 2004. – 566 с.
12. Слесарев, В. И. Химия: основы химии живого: учебник для вузов / В. И. Слесарев. – СПб.: Химиздат, 2001. – 784 с.

## СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	3
1. Содержание учебной дисциплины.....	5
2. Краткий теоретический материал по изучению отдельных тем.....	13
3. Задания и указания по их выполнению.....	91
4. Задания для самоподготовки.....	135
Литература.....	143