# **Биохимия** Восьмое издание

# Lippincott® Illustrated Reviews: Biochemistry

# **Eighth Edition**

#### **Emine Ercikan Abali, PhD**

Assistant Dean for Basic Science Curriculum
CUNY School of Medicine
New York, New York

#### Susan D. Cline, PhD

Professor of Biochemistry Department of Biomedical Sciences Mercer University School of Medicine Macon, Georgia

#### **David S. Franklin, PhD**

Professor of Biochemistry & Molecular Biology
Tulane University School of Medicine
New Orleans, Louisiana

#### Susan M. Viselli, PhD

Professor of Biochemistry & Molecular Genetics
College of Graduate Studies
Midwestern University
Downers Grove, Illinois



Philadelphia • Baltimore • New York • London Buenos Aires • Hong Kong • Sydney • Tokyo

# Биохимия

### Восьмое издание

#### Эмине Эрджикан Абали, PhD

Помощник декана по программе фундаментальных наук Медицинская школа CUNY Нью-Йорк, Нью-Йорк

#### Сьюзан Д. Клайн, PhD

Профессор биохимии
Факультет биомедицинских наук
Медицинский факультет Университета
Мейкон, Джорджия

#### Дэвид С. Франклин, PhD

Профессор биохимии и молекулярной биологии Медицинский факультет Тулейнского университета Новый Орлеан, Луизиана

#### Сьюзан М. Визелли, PhD

Профессор биохимии и молекулярной генетики Колледж последипломного образования Среднезападный университет Даунерс-Гроув, Иллинойс

Перевод с английского языка под редакцией А.И. Глухова, В.С. Покровского

МЕДИЦИНСКОЕ ИНФОРМАЦИОННОЕ АГЕНТСТВО МОСКВА 2024

#### Перевод с английского языка под редакцией А.И. Глухова, В.С. Покровского

*А.И. Глухов*, д.б.н., профессор по специальности биохимия, ведущий научный сотрудник биологического факультета ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова», заведующий кафедрой биохимии ФГАОУ ВО Первый Московский государственный медицинский университет имени И.М. Сеченова Министерства здравоохранения Российской Федерации (Сеченовский Университет).

*В.С. Покровский*, д.м.н., доцент по специальностям биохимия и онкология, профессор, заведующий кафедрой биохимии им. Т.Т. Березова и лаборатории экспериментальной онкологии ФГАОУ ВО «Российский университет дружбы народов имени Патриса Лумумбы», заведующий лабораторией биохимических основ фармакологии и опухолевых моделей ФГБУ «Национальный медицинский исследовательский центр онкологии имени Н.Н. Блохина» Министерства здравоохранения Российской Федерации.

#### Научный редактор

*М.Э. Суханова,* к.б.н., научный сотрудник лаборатории экспериментальной онкологии ФГАОУ ВО «Российский университет дружбы народов имени Патриса Лумумбы».

#### Редакторы

*И.А. Кисляк*, младший научный сотрудник лаборатории экспериментальной онкологии ФГАОУ ВО «Российский университет дружбы народов имени Патриса Лумумбы».

*А.С. Пестрецова*, младший научный сотрудник лаборатории экспериментальной онкологии ФГАОУ ВО «Российский университет дружбы народов имени Патриса Лумумбы».

#### Переводчики

*О.Ю. Алексеева,* ассистент кафедры биохимии им. Т.Т. Березова ФГАОУ ВО «Российский университет дружбы народов имени Патриса Лумумбы» (главы 15–18, 27–32, 35).

*Н.А. Горенкова*, к.б.н., доцент, ученый секретарь кафедры биохимии ФГАОУ ВО Первый Московский государственный медицинский университет имени И.М. Сеченова Министерства здравоохранения Российской Федерации (Сеченовский Университет) (главы 9–14).

*И.И. Хан,* к.б.н., младший научный сотрудник лаборатории биохимических основ фармакологии и опухолевых моделей ФГБУ «Национальный медицинский исследовательский центр онкологии имени Н.Н. Блохина» Министерства здравоохранения Российской Федерации, младший научный сотрудник лаборатории экспериментальной онкологии ФГАОУ ВО «Российский университет дружбы народов имени Патриса Лумумбы» (главы 1–5, 19–26, 33–35).

3.А. Хучуа, к.б.н., доцент кафедры биохимии ФГАОУ ВО Первый Московский государственный медицинский университет имени И.М. Сеченова Министерства здравоохранения Российской Федерации (Сеченовский Университет), ассоциированный профессор педиатрии, Детский госпиталь города Цинциннати, штат Огайо, США (главы 6–8).

**Л61 Биохимия** / Э.Э. Абали, С.Д. Клайн, Д.С. Франклин, С.М. Визелли ; пер. с англ. яз. под ред. А.И. Глухова, В.С. Покровского. — 8-е изд. — Москва : ООО «Издательство «Медицинское информационное агентство», 2024. — 628 + XII с. : ил.

ISBN 978-5-9986-0527-7

Данный учебник биохимии — мировой бестселлер, более двух десятилетий являющийся авторитетнейшим изданием для преподавателей и студентов во всем мире, он имеет интуитивно понятную структуру и продуманную рубрикацию, что помогает студентам медицинских вузов быстро усвоить большие объемы важной и сложной информации с помощью структурированного текста и уникального иллюстративного материала. Обновленное и переработанное восьмое издание биохимии включает подробный теоретический материал, иллюстративный обзор, а также схемы сложных биохимических механизмов. Не имеющие аналогов концептуальные карты, представленные в конце каждой главы, помогают понять значение биохимических процессов в физиологических функциях моганов и систем организма. Ценность издания повышают представленные в приложении клинические случаи, которые закрепляют материал и помогают применять знания по биохимии в медицинской практике. В конце каждой главы есть контрольные вопросы, которые существенно облегчают подготовку к экзаменам.

Перевод и редакция осуществлены сотрудниками кафедры биохимии Первого Московского государственного медицинского университета имени И.М. Сеченова и кафедры биохимии им. Т.Т. Березова Российского университета дружбы народов имени Патриса Лумумбы.

Для студентов и преподавателей медицинских вузов и специалистов в областях биологии, биохимии, нутрициологии, диетологии.

УДК 617.7 ББК 56.7

Теория и практический опыт в медицине и данной области науки постоянно меняются. Новые исследования расширяют знания; изменения в методах исследования, профессиональной деятельности или лечении становятся неотъемлемой частью практики. Врачи и исследователи всегда должны полагаться на собственный опыт при оценке и использовании любой информации, данной в этом издании. Необходимо помнить, что в первую очередь следует руководствоваться принципами собственной безопасности и безопасности пациентов. В отношении любого препарата или фармацевтического продукта читателям рекомендуется проверять самую последнюю информацию, предоставленную в описаниях процедур или препарата (от производителя), его рекомендуемую дозу или формулу, способ и длительность применения, а также противопоказания. Это ответственность практикующего врача, полагающегося на собственный опыт для постановки диагноза, определения дозировки и лучшего лечения для каждого отдельного пациента и учитывающего все соответствующие меры предосторожности. По закону ни издатель, ни авторы, ни редакторы книги или лица, внесшие вклад в ее создание, не несут ответственность как за качество продукции, так и за любые травмы и/или ущерб, причиненные людям или имуществу при использовании любых методов, продуктов или указаний, описанных в данном издании.

Wolters Kluwer Health did not participate in the translation of this title and therefore it does not take any responsibility for the inaccuracy or errors of this translation Издательство Wolters Kluwer Health не участвовало в переводе текста и поэтому не несет ответственность за неточность или ошибки перевода Published by arrangement with Wolters Kluwer Health Inc., USA

Данное издание опубликовано с согласия Wolters Kluwer Health Inc., USA

This is a translation of Lippincott<sup>®</sup> Illustrated Reviews: Biochemistry, 8th ed, by Emine Ercikan Abali, Susan D. Cline, David S. Franklin, Susan M. Viselli Это перевод издания Lippincott<sup>®</sup> Illustrated Reviews: Biochemistry, 8th ed, by Emine Ercikan Abali, Susan D. Cline, David S. Franklin, Susan M. Viselli («Биохимия», 8-е изд., ред. Э.Э. Абали, С.Д. Клайн, Д.С. Франклин, С.М. Визелли)

ISBN 978-5-9986-0527-7 (рус.) ISBN 978-1-9751-5506-3 (англ.) Copyright © 2022 Wolters Kluwer.

© Перевод, оформление. ООО «Издательство «Медицинское информационное агентство», 2024

Все права защищены. Никакая часть данной книги не может быть воспроизведена в какой-либо форме без письменного разрешения владельцев авторских прав.

## Посвящение

Это издание посвящено тем, кого мы учим, и тем, кто учил нас.

Эмине Эрджикан Абали, PhD Сьюзан Д. Клайн, PhD Дэвид С. Франклин, PhD Сьюзан М. Визелли, PhD

# **Благодарности**

Мы выражаем благодарность авторам-основателям этого издания, покойным доктору Памеле Шампе и доктору Ричарду Харви, кто создали первые четыре издания, а также доктору Дениз Ферриер, которая стала соавтором или автором следующих трех изданий. Мы стремились продолжить их традицию совершенства в данном издании.

Мы ценим многих членов Ассоциации преподавателей биохимии, которые критически оценили новые материалы, подготовленные для этого издания.

Мы благодарны команде Wolters Kluwer. Мы благодарим Линдси Порамбо за ее ободрение и неоценимую поддержку на протяжении всего этого проекта, Андреа Восбург за ее руководство и квалифицированное редактирование, а также Шона Ханрахана за его умелую редакционную координацию.

# **Авторы**

#### Джеймс Д. Балеха, PhD

Адъюнкт-профессор Факультет медицинского образования и развития Молекулярная и химическая биология Медицинский факультет Университета Тафтса Бостон, Массачусетс

#### Кейтлин Карневале, PhD

Адъюнкт-профессор Отдел биохимии Факультет медицинского образования Колледж аллопатической медицины доктора Кирана С. Пателя Нова Юго-Восточный университет Форт-Лодердейл, Флорида

#### Гергана Деевска, PhD

Адъюнкт-профессор биохимии Колледж остеопатической медицины Айдахо Меридиан, Айдахо

#### Джозеф Фонтес, PhD

Профессор

Кафедра биохимии и молекулярной биологий Помощник декана фундаментальных наук Управление медицинского образования Медицинский факультет Канзасского университета Канзас-Сити, Канзас

#### H. Кевин Крейн, MD, FACP, FASN

Заместитель декана по учебной работе, профессор медицины Медицинский факультет Тулейнского университета Новый Орлеан, Луизиана

#### Майкл А. Ли, PhD

Профессор

Кафедра биохимии и молекулярной биологии Медицинская школа Рутгерса, Нью-Джерси Ньюарк, Нью-Джерси

#### Паскуале Манзерра, PhD

Помощник декана по учебной работе и приему студентов-медиков, адъюнкт-профессор

биохимии и директор по исследованиям студентовмедиков

Сэнфордская школа медицины Университет Южной Дакоты Вермиллион, Южная Дакота

#### Ричард О. Макканн, PhD

Заместитель декана приемной комиссии, профессор биохимии Медицинский факультет Университета Мерсера Мейкон, Джорджия

#### James D. Baleja, PhD

Associate Professor
Departments of Medical Education and
Developmental
Molecular, and Chemical Biology
Tufts University School of Medicine
Boston, Massachusetts

#### Katelyn Carnevale, PhD

Assistant Professor
Division of Biochemistry
Department of Medical Education
Dr. Kiran C. Patel College of Allopathic Medicine
Nova Southeastern University
Fort Lauderdale, Florida

#### Gergana Deevska, PhD

Assistant Professor of Biochemistry Idaho College of Osteopathic Medicine Meridian, Idaho

#### Joseph Fontes, PhD

Professor

Department of Biochemistry and Molecular Biology Assistant Dean of Foundational Sciences Office of Medical Education University of Kansas School of Medicine Kansas City, Kansas

#### N. Kevin Krane, MD, FACP, FASN

Vice Dean for Academic Affairs Professor of Medicine Tulane University School of Medicine New Orleans, Louisiana

#### Michael A. Lea, PhD

Professor

Department of Biochemistry and Molecular Biology Rutgers New Jersey Medical School Newark, New Jersey

#### Pasquale Manzerra, PhD

Assistant Dean
Medical Student Affairs and Admissions
Assistant Professor of
Biochemistry and Director of Medical Student
Research
Sanford School of Medicine
The University of South Dakota
Vermillion, South Dakota

#### Richard O. McCann, PhD

Associate Dean of Admissions Professor of Biochemistry Mercer University School of Medicine Macon, Georgia Aвторы vii

#### Дарла Маккарти, PhD

Помощник декана по учебной программе, доцент-преподаватель биохимии Факультет фундаментальных медицинских наук Школа медицины Университет Миссури-Канзас-Сити Канзас-Сити, Миссури

#### Гвинет Оффнер, PhD

Помощник декана приемной комиссии, директор программы медицинских наук, адъюнкт-профессор медицины Медицинская школа Бостонского университета Бостон, Массачусетс

#### Чанте Ричардсон, PhD

Адъюнкт-профессор биохимии Алабамский колледж остеопатической медицины Дотан, Алабама

#### Скотт Северанс, PhD

Адъюнкт-профессор биохимии Факультет молекулярной и клеточной науки Колледж остеопатической медицины Университет Свободы Линчберг, Вирджиния

#### Луиджи Стриззи, MD, PhD

Адъюнкт-профессор патологии Колледж последипломного образования Среднезападный университет Даунерс-Гроув, Иллинойс

#### Тарун Сундаресан, PhD

Адъюнкт-профессор биохимии, директор Молекулярная и клеточная биология (МКБ) Программа магистратуры Университет медицинских наук (USUHS) Бетесда, Мэриленд

#### Darla McCarthy, PhD

Assistant Dean of Curriculum Associate Teaching Professor, Biochemistry Department of Basic Medical Sciences School of Medicine University of Missouri-Kansas City Kansas City, Missouri

#### **Gwynneth Offner, PhD**

Assistant Dean of Admissions Director, Medical Sciences Program Associate Professor of Medicine Boston University School of Medicine Boston, Massachusetts

#### **Chante Richardson, PhD**

Associate Professor of Biochemistry Alabama College of Osteopathic Medicine Dothan, Alabama

#### Scott Severance, PhD

Assistant Professor of Biochemistry Department of Molecular and Cellular Science College of Osteopathic Medicine Liberty University Lynchburg, Virginia

#### Luigi Strizzi, MD, PhD

Associate Professor of Pathology College of Graduate Studies Midwestern University Downers Grove, Illinois

#### Tharun Sundaresan, PhD

Associate Professor of Biochemistry
Director
Molecular and Cellular Biology (MCB)
Graduate Program
Uniformed Services University of the Health Sciences
(USUHS)
Bethesda, Maryland

# Предисловие

Биохимия — это наука о том, каким образом организм использует питательные вещества, содержащиеся в нашем рационе, для создания структурных блоков, получения энергии и сигнальных молекул для наших клеток. Он также изучает процессы, посредством которых мы преобразуем химические вещества внутри нашего организма и выводим химические вещества из него.

Данный учебник включает подробный теоретический материал, концептуальные карты, иллюстративный обзор сложных биохимических механизмов, а также схемы. Ценность данного издания повышают представленные клинические блоки, которые закрепляют материал и помогают применять биохимические концепции в клинической практике. Студентам также предлагается проверить свое понимание информации, которую они прочитали, ответив на вопросы в конце каждой главы.

Эта книга — мировой бестселлер, который пользуется огромным авторитетом среди преподавателей и студентов медицинских вузов всего мира. При этом она также предлагает примеры полезного организационного инструмента, называемого концептуальной картой. Вот объяснение концептуальных карт, чтобы вы могли использовать их при изучении биохимии и, возможно, создавать свои собственные карты в своих исследованиях.

#### Рекомендации по использованию этого учебника

#### Биохимические концептуальные карты

Учащиеся иногда рассматривают биохимию как список фактов или уравнений, которые нужно запомнить, а не набор понятий, какие необходимо понимать в контексте функционирования организма человека. Детали, предоставленные для углубления понимания этих концепций, непреднамеренно отвлекают внимание. Чего, кажется, не хватает, так это руководства или своего рода дорожной карты, которая дает учащемуся понимание контекста того, как различные темы сочетаются друг с другом, чтобы рассказать историю. В этой книге была создана серия карт биохимических понятий, чтобы графически проиллюстрировать отношения между идеями и связи между понятиями. Они представлены в конце каждой главы, чтобы показать, как информация может быть сгруппирована или организована. Таким образом, концептуальная карта — это инструмент для визуализации связей между понятиями. Материал представлен в иерархическом порядке, с наиболее всеобъемлющими и общими понятиями вверху карты, а более конкретные, менее общие понятия расположены ниже. Карты идеально подходят для использования в качестве шаблонов или руководств для организации информации, поэтому учащийся может легко найти наилучшие способы интеграции новой информации со знаниями, которыми он уже обладает. Построение концептуальной карты описано ниже.

#### А. Концептуальные блоки и связи

Преподаватели определяют понятия как «воспринимаемые закономерности в событиях или объектах». На биохимических картах понятия включают абстракции (например, свободная энергия), процессы (например, окислительное фосфорилирование) и соединения (например, глюкозо-6-фосфат). Эти широко определенные концепции имеют приоритет, а центральная идея расположена вверху страницы. Концепции, вытекающие из этой центральной идеи, затем помещаются в рамки (см. рисунок, часть А). Размер шрифта указывает на относительную важность каждой идеи. Линии нарисованы между блоками концепций, чтобы показать, какие из них связаны. Метка в строке определяет связь между двумя понятиями, поэтому она читается как правильное утверждение (т.е. связь создает смысл). Строки со стрелками указывают, в каком направлении следует читать соединение.

Предисловие іх





#### Б. Связи с другими частями карты

В отличие от линейных блок-схем или планов, концептуальные карты могут содержать перекрестные связи, которые позволяют читателю визуализировать сложные взаимосвязи между идеями, представленными в разных частях карты (см. рисунок, часть В), или между картой и другими главами этой книги (см. рисунок, часть С), или к другим книгам из серии учебников (например, клеточная и молекулярная биология). Эти связи могут помочь определить концепции, которые являются центральными для более чем одной темы биохимии, позволяя учащимся быть эффективными в клинических ситуациях и на профессиональных экзаменах, требующих интеграции материала. Эти карты со связями обеспечивают визуальную помощь для представления нелинейных отношений между фактами, в отличие от перекрестных связей в линейном тексте и концепциях. Первый пример полной концептуальной карты можно найти в конце главы 1 (рис. 1.13).

# Оглавление

РАЗДЕЛ I. Структура и функция белков	
Глава 1.	Аминокислоты и роль pH <b>1</b>
Глава 2.	Строение белков14
Глава 3.	Глобулярные белки <b>26</b>
Глава 4.	Фибрилярные (волокнистые) белки45
Глава 5.	Ферменты <b>57</b>
РАЗДЕЛ II. Биоэнергетика и метаболизм углеводов	
Глава 6.	Биоэнергетика и окислительное фосфорилирование77
Глава 7.	Углеводы. Введение <b>92</b>
Глава 8.	Введение в метаболизм и гликолиз100
Глава 9.	Цикл трикарбоновых кислот и пируватдегидрогеназный комплекс120
Глава 10.	Глюконеогенез128
Глава 11.	Метаболизм гликогена137
	Метаболизм моносахаридов и дисахаридов <b>151</b>
Глава 13.	Пентозофосфатный путь и никотинамидадениндинуклеотидфосфат160
Глава 14.	Гликозаминогликаны, протеогликаны и гликопротеины173
РАЗДЕЛ III. Обмен липидов	
Глава 15.	Обмен липидов пищи191
Глава 16.	Метаболизм жирных кислот, триацилглицеролов и кетоновых тел201
Глава 17.	Метаболизм фосфолипидов, гликосфинголипидов и эйкозаноидов223
Глава 18.	Метаболизм холестерина, липопротеинов и стероидов <b>243</b>
РАЗДЕЛ IV.	Метаболизм азота
Глава 19.	Аминокислоты: выведение азота271
Глава 20.	Деградация и синтез аминокислот290
Глава 21.	Производные аминокислот308
Глава 22.	Метаболизм нуклеотидов <b>324</b>
РАЗДЕЛ V. Интеграция метаболизма	
Глава 23.	Метаболические эффекты инсулина и глюкагона <b>341</b>
Глава 24.	Цикл насыщения–голодания357
Глава 25.	Сахарный диабет <b>375</b>
Глава 26.	Ожирение <b>390</b>

Оглавление хі

#### РАЗДЕЛ VI. Лечебное питание

- Глава 27. Питание: обзор и макронутриенты...401
- Глава 28. Микронутриенты/микроэлементы: витамины...423
- Глава 29. Микроэлементы/микронутриенты: минералы...446

#### РАЗДЕЛ VII. Сохранение и экспрессия генетической информации

- Глава 30. Структура ДНК, репликация и репарация...459
- Глава 31. Структура, синтез и процессинг РНК...482
- Глава 32. Синтез белка...496
- Глава 33. Регуляция экспрессии генов...515
- Глава 34. Биотехнологии и патология человека...532
- Глава 35. Свертывание крови...558

Приложение. Клинические случаи...575

Именной указатель...607