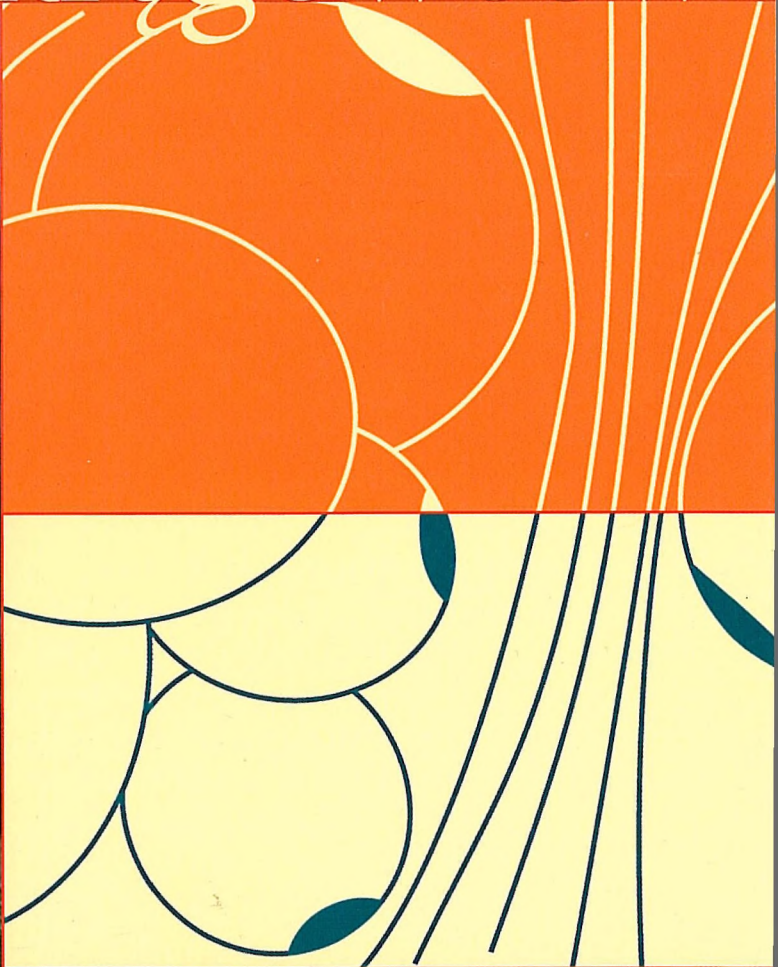


Biochemia kregowców



W Y D A W N I C T W O N A U K O W E P W N

W nowym opracowaniu podręcznika brali udział:

Krzysztof Kulka rozdz. 1, 2, 3, 5

Jerzy Strzeżek sekcja 7.7 oraz weryfikacja rozdz. 1, 2, 5

Stanisław Weidner rozdz. 4 oraz weryfikacja rozdz. 3

Jerzy Zięćcik rozdz. 6, 7 (bez sekcji 7.7.)

Okładkę i strony tytułowe projektował

Edwin Radzikowski

Redaktor

Krystyna Mostowik

Redaktor techniczny

Jolanta Cibor

Podręcznik akademicki dotowany przez Ministerstwo Edukacji Narodowej i Sportu

Copyright © by Wydawnictwo Naukowe PWN SA

Warszawa 1998, 2005

ISBN 83-01-14467-X

Wydawnictwo Naukowe PWN SA

00-251 Warszawa, ul. Miodowa 10

tel. (0 22) 69 54 321

faks (0 22) 69 54 031

e-mail: pwn@pwn.com.pl

www.pwn.pl

Wydawnictwo Naukowe PWN SA

Wydanie drugie zmienione

Arkuszy drukarskich 51,75

Skład i łamanie: Grafini, Brwinów

Druk ukończono w sierpniu 2005 r.

Druk i oprawa: Pabianickie Zakłady Graficzne SA

95-200 Pabianice, ul. Piotra Skargi 40/42

Spis treści

Przedmowa	V
Wykaz ważniejszych symboli i skrótów	XV
1. Wiadomości wstępne	1
1.1. Przedmiot i znaczenie biochemii	1
1.2. Heterotroficzny organizm zwierzęcy jako układ otwarty	3
1.3. Cechy biochemiczne kręgowców	9
1.4. Struktury komórek eukariotycznych	11
1.4.1. Błony biologiczne	11
1.4.1.1. Składniki i budowa błon biologicznych	12
1.4.1.2. Receptory błon	17
1.4.1.3. Transport przez błony komórkowe	20
1.4.2. Jądro komórkowe	28
1.4.3. Mitochondria	33
1.4.3.1. Rola mitochondriów w inicjacji programowanej śmierci komórki	38
1.4.4. Rybosomy, siateczka śródplazmatyczna, aparat Golgiego	41
1.4.5. Lizosomy, peroksosomy	47
1.4.6. Cytoskielet (macierz cytoplazmatyczna)	50
1.5. Woda i składniki mineralne	52
1.5.1. Gospodarka wodna organizmu	52
1.5.2. Składniki mineralne	54
2. Elementy biochemii statycznej	60
2.1. Pierścienie heterocykliczne	60
2.2. Węglowodory i ich tlenowe pochodne	62
2.2.1. Węglowodory	62
2.2.2. Alkohole i etery	65
2.2.3. Aldehydy i ketony	70
2.2.4. Kwasy karboksylowe, estry, oksykwasy	72
2.3. Aminokwasy i aminy biogenne	78
2.3.1. Budowa i niektóre właściwości aminokwasów	78
2.3.2. Podział aminokwasów. Ważniejsze aminokwasy i ich rodniki	79
2.3.3. Aminy biogenne	82

2.4.	Peptydy	85
2.4.1.	Dipeptydy i tripeptydy	86
2.4.2.	Ważniejsze oligopeptydy	87
2.4.3.	Poliipeptydy	87
2.5.	Białka	88
2.5.1.	Zarys budowy cząsteczki białka	89
2.5.2.	Rodzaje wiązań chemicznych występujących w białkach	93
2.5.3.	Konformacja łańcucha polipeptydowego (struktura drugorzędowa)	94
2.5.4.	Konformacja białek fibrylarnych	98
2.5.5.	Konformacja białek globularnych	104
2.5.6.	Zmiany konformacyjne w cząsteczkach białkowych	110
2.5.7.	Właściwości fizykochemiczne białek	111
2.5.7.1.	Masa cząsteczkowa	111
2.5.7.2.	Białka jako elektrolity	112
2.5.7.3.	Roztwory koloidowe białek	113
2.5.7.4.	Denaturacja białek	114
2.5.8.	Klasyfikacja białek globularnych	116
2.5.9.	Niektóre rodzaje białek zwierzęcych i ich charakterystyka	120
2.5.10.	Białka żelazowe	126
2.5.10.1.	Białka żelazo-siarkowe (Fe-S-proteiny)	127
2.5.10.2.	Białka hemowe (hemoproteiny)	128
2.5.10.3.	Wartość odżywcza białek	135
2.6.	Sacharydy (cukry, węglowodany)	138
2.6.1.	Monosacharydy (cukry proste)	138
2.6.1.1.	Konformacja monosacharydów	141
2.6.1.2.	Występowanie, niektóre właściwości i znaczenie ważniejszych monosacharydów	144
2.6.2.	Ważniejsze pochodne monosacharydów	146
2.6.2.1.	Fosforany monosacharydów	147
2.6.2.2.	Aminocukry	148
2.6.2.3.	Kwasy cukrowe	149
2.6.3.	Oligosacharydy	150
2.6.3.1.	Ważniejsze disacharydy	152
2.6.4.	Wielocukry (polisacharydy)	153
2.6.4.1.	Polisacharydy zwierzęce	154
2.6.4.2.	Ważniejsze polisacharydy roślinne	159
2.7.	Lipidy (tłuszcze)	161
2.7.1.	Klasyfikacja i podział lipidów	162
2.7.2.	Kwasy tłuszczowe	163
2.7.3.	Lipidy zawierające glicerol	169
2.7.4.	Sfingolipidy	175
2.7.5.	Woski	177
2.8.	Steroidy	177
2.8.1.	Charakterystyka ogólna steroidów	177
2.8.2.	Sterole i witaminy D	179
2.8.3.	Kwasy żółciowe	181
2.9.	Chinony z izoprenoidowymi łańcuchami bocznymi	184
3.	Enzymy i ich funkcje	186
3.1.	Ogólne właściwości enzymów	186
3.1.1.	Energia aktywacji	186
3.1.2.	Molekularne właściwości enzymów	191

3.2.	Specyficzność katalizy enzymatycznej	193
3.2.1.	Swoistość enzymów względem katalizowanej reakcji	193
3.2.2.	Specyficzność substratowa	194
3.3.	Mechanizm działania enzymów	196
3.3.1.	Centrum aktywne	196
3.3.2.	Wzbudzone dopasowanie enzymu do substratu	198
3.3.3.	Niektóre mechanizmy katalizy enzymatycznej	199
3.3.4.	Mechanizm działania proteaz serynowych (na przykładzie chymotrypsyny)	202
3.4.	Koenzymy, grupy prostetyczne i witaminy	204
3.4.1.	Mechanizm działania koenzymów	205
3.4.2.	Budowa i podział koenzymów	206
3.4.3.	Koenzymy oksydoreduktaz	207
3.4.4.	Koenzymy transferaz	211
3.4.5.	Koenzymy liaz, izomeraz i ligaz	219
3.4.6.	Witaminowe prekursorzy koenzymów	222
3.5.	Podstawy kinetyki reakcji enzymatycznych	222
3.6.	Jednostki enzymatyczne	224
3.7.	Regulacja procesów enzymatycznych	225
3.7.1.	Aktywacja proenzymów	226
3.7.2.	Hamowanie działania enzymów przez ujemne sprzężenie zwrotne (hamowanie allosteryczne)	227
3.7.3.	Kompleksy wieloenzymowe i czynniki strukturalne	229
3.7.4.	Regulacja aktywności enzymów za pomocą ich odwracalnych modyfikacji kowalencyjnych	232
3.7.5.	Inne czynniki wpływające na aktywność enzymów	233
3.7.5.1.	Inhibitory	233
3.7.5.2.	Rola jonów metali w katalizie enzymatycznej	237
3.7.5.3.	Wpływ pH na aktywność enzymu	238
3.7.5.4.	Wpływ temperatury na przebieg reakcji enzymatycznych	239
3.8.	Izoenzymy	240
3.9.	Nomenklatura i systematyka enzymów	242
3.9.1.	Ogólne zasady mianownictwa i podziału enzymów	242
3.9.2.	Podział enzymów	243
3.9.3.	Wykaz niektórych enzymów z przykładami katalizowanych reakcji	246
3.10.	Enzymy paszowe	256

4. Kwasy nukleinowe, synteza białek, regulacja ekspresji genów oraz inżynieria genetyczna 258

4.1.	Budowa kwasów nukleinowych	258
4.2.	Metabolizm związków nukleotydowych, pirymidyn i puryn	265
4.2.1.	Procesy degradacyjne polinukleotydów	265
4.2.2.	Udział nukleotydów wysokoenergetycznych w przenoszeniu energii i regulacji procesów metabolicznych	268
4.2.3.	Degradacja zasad pirymidynowych i purynowych	271
4.2.4.	Synteza mononukleotydów	273
4.2.5.	Synteza dinukleotydów	276
4.3.	Kwasy deoksyrybonukleinowe (DNA)	280
4.4.	Organizacja genomu	285
4.5.	Rodzaje kwasów rybonukleinowych (RNA) i ich struktura	289
4.5.1.	Transportujący (transferowy) RNA (tRNA)	292

4.5.2.	Rybosomowy RNA (rRNA)	294
4.5.3.	Informacyjny RNA (mRNA)	297
4.6.	Przepływ informacji genetycznej w komórce	300
4.7.	Ogólne zasady replikacji DNA	301
4.8.	Zjawisko mutacji oraz naprawa uszkodzeń w materiale genetycznym	311
4.9.	Synteza RNA — transkrypcja informacji genetycznej	319
4.10.	Synteza białek	331
4.10.1.	Inicjacja procesu translacji	334
4.10.2.	Elongacja łańcucha peptydowego	336
4.10.3.	Terminacja łańcucha peptydowego	339
4.10.4.	Polisomy (polirybosomy) w procesie translacji oraz transport białek w komórce	339
4.10.5.	Potranslacyjna modyfikacja białek	346
4.11.	Kod genetyczny	350
4.12.	Genetyczna regulacja transkrypcji u prokariotów	354
4.13.	Regulacja działania genów eukariotycznych	362
4.14.	Niektóre aspekty rekombinacji DNA	372
4.15.	Inżynieria genetyczna	377
4.15.1.	Enzymy restrykcyjne	378
4.15.2.	Wektory	382
4.15.3.	Hybrydyzacja kwasów nukleinowych	384
4.15.4.	Biblioteka genomowa i biblioteka cDNA	388
4.15.5.	Reakcja łańcuchowa polimerazy (PCR)	389
4.15.6.	Sekwencjonowanie DNA	390
4.16.	Wirusy	392
4.17.	Praktyczne zastosowanie technologii rekombinacji	395
4.18.	Nowe dziedziny biologii	399

5. Przemiana materii i energii 405

5.1.	Rozpad białek i metabolizm aminokwasów	406
5.1.1.	Rozpad hydrolytyczny białek (proteoliza)	406
5.1.2.	Enzymy proteolityczne (proteazy)	408
5.1.2.1.	Enzymy pozakomórkowe (trawienne)	412
5.1.2.2.	Enzymy wewnątrzkomórkowe	420
5.1.2.3.	Enzymy mikroorganizmów	421
5.1.2.4.	Zastosowanie przemysłowe i rola procesów proteolizy	422
5.1.3.	Zasadnicze przemiany aminokwasów	423
5.1.3.1.	Dekarboksylacja	424
5.1.3.2.	Deaminacja i transaminacja	427
5.1.3.3.	Inne przemiany aminokwasów	431
5.1.3.4.	Synteza aminokwasów egzogennych	433
5.1.3.5.	Wykorzystanie azotowych związków niebiałkowych przez zwierzęta do syntezy białka	436
5.1.4.	Przemiana pośrednia aminokwasów białkowych	437
5.1.5.	Międzynarządowa wymiana aminokwasów	486
5.1.6.	Synteza mocznika (cykl mocznikowy, ornitynowy Krebsa)	487
5.1.7.	Końcowe azotowe produkty przemian aminokwasów u różnych zwierząt	491
5.1.8.	Udział aminokwasów w biosyntezie organicznych związków azotowych niebiałkowych	492
5.2.	Metabolizm związków hemowych	494
5.2.1.	Synteza hemu	494
5.2.2.	Procesy kataboliczne hemu i powstawanie barwników żółciowych	499

5.3.	Metabolizm lipidów	504
5.3.1.	Znaczenie lipidów	504
5.3.2.	Przemiany lipidów w przewodzie pokarmowym	506
5.3.3.	Przemiana glicerolu i dystrybucja kwasów tłuszczowych	512
5.3.4.	Utlenianie kwasów tłuszczowych o parzystej liczbie atomów węgla	514
5.3.5.	Utlenianie kwasów o nieparzystej liczbie atomów węgla	516
5.3.6.	Utlenianie nienasyconych kwasów tłuszczowych	518
5.3.7.	<i>Alfa</i> i <i>omega</i> -oksydacja kwasów tłuszczowych	519
5.3.8.	Pozamitochondrialna β -oksydacja w peroksysomach	520
5.3.9.	Ketogeneza — powstawanie ciał ketonowych	521
5.3.10.	Synteza nasyconych kwasów tłuszczowych	524
5.3.11.	Synteza nienasyconych kwasów tłuszczowych	534
5.3.12.	Sprzężony kwas linolowy	539
5.3.13.	Prostaglandyny, tromboksany, prostacyklina, leukotrieny, lipoksyny — metabolity kwasu arachidonowego	540
5.3.14.	Synteza lipidów zawierających glicerol	544
5.3.15.	Synteza sfingolipidów	549
5.3.16.	Ogólne uwagi o transporcie, dystrybucji i regulacji metabolizmu lipidów	551
5.3.16.1.	Udział lipoprotein w transporcie lipidów w osoczu	553
5.3.16.2.	Wpływ hormonów na tkankę tłuszczową	558
5.4.	Metabolizm steroidów (sterydów)	560
5.4.1.	Synteza, transport i wydalanie cholesterolu	560
5.4.2.	Synteza witaminy D ₃ i kwasów żółciowych	566
5.4.3.	Końcowe przemiany cholesterolu i kwasów żółciowych	571
5.5.	Metabolizm węglowodanów	573
5.5.1.	Hydrolityczny i fosforolityczny rozpad węglowodanów	573
5.5.1.1.	Hydrolityczny rozkład skrobi, innych polisacharydów i disacharydów	574
5.5.1.2.	Rozpad wielocukrów w drodze fosforolizy	577
5.5.2.	Wprowadzenie do przemiany pośredniej cukrów	578
5.5.3.	Glikoliza	579
5.5.3.1.	Przebieg glikolizy	580
5.5.3.2.	Wejście fruktozy i galaktozy do szlaku glikolitycznego	588
5.5.3.3.	Anaerobowe reakcje kwasu pirogronowego	591
5.5.3.4.	Ogólna charakterystyka przemian węglowodanów u zwierząt bezkęgowych i drobnoustrojów	597
5.5.3.5.	Wydajność energetyczna i funkcje biochemiczne glikolizy	600
5.5.3.6.	Regulacja glikolizy	601
5.5.4.	Szlak (cykl) pentozofosforanowy	603
5.5.4.1.	Przebieg szlaku (cyklu) pentozofosforanowego	603
5.5.5.	Przekształcenia kwasu glukuronowego. Synteza kwasu L-askorbinowego	605
5.5.6.	Resynteza glukozy — glukoneogeneza	607
5.5.7.	Synteza cukrów złożonych i metabolizm glikogenu u zwierząt	612
5.5.7.1.	Laktoza	614
5.5.7.2.	Metabolizm glikogenu	614
5.5.7.3.	Synteza niektórych mukopolisacharydów	621
5.5.7.4.	Glikozaaminoglikany jako składniki proteoglikanów	622
5.5.8.	Regulacja przemian węglowodanów	624
5.5.9.	Cykl kwasów trkarboksylowych — cykl Krebsa	625
5.5.9.1.	Oksydacyjna dekarboksylacja kwasu pirogronowego	625
5.5.9.2.	Mechanizm cyklu kwasów trkarboksylowych	629
5.5.10.	Rola cyklu Krebsa w procesach życiowych komórki	634

5.5.11. Cykl kwasu glioksalowego (cykl Krebsa–Kornberga)	637
5.5.12. Utlenianie komórkowe	639
5.5.12.1. Potencjały oksydoredukcyjne układów biologicznych	640
5.5.12.2. Składniki i funkcjonowanie łańcucha oddechowego	645
5.5.12.3. Fosforylacja oksydacyjna	652
5.5.13. Translokacja elektronów z cytoplazmatycznego NADH do mitochondriów zwierzęcych	657
5.5.14. Translokacja nukleotydów adeninowych	658
5.5.15. Bilans energetyczny całkowitego utlenienia glukozy	659
5.5.16. Pozamitochondrialne utlenianie komórkowe	659
5.5.16.1. Oksygenazy	661
5.5.16.2. Hydroksylazy mikrosomowe (układ monooksygenaza–cytochrom P-450)	665
5.5.17. Wolny rodnik ponadtlenkowy	667
5.5.18. Enzymy rozkładające nadtlenek wodoru	668
6. Hormony	671
6.1. Mechanizm działania hormonów	672
6.1.1. System cykazy adenylanowej	672
6.1.1.1. Białka G_s i G_i wiążące GTP	673
6.1.1.2. Cyklaza adenylanowa i zależna od cAMP kinaza białkowa (kinaza białkowa A; PK-A)	674
6.1.2. System przekąźnikowy angażujący metabolizm fosfolipidów	675
6.1.2.1. Cykl fosfolipidów inozytolu i fosfolipaza C	675
6.1.2.2. Wtórne przekąźniki: inozytolo-1,4,5-trifosforan (IP_3) i diacyloglicerol (DAG)	676
6.1.2.3. Kinaza białkowa	677
6.1.3. Inne systemy przekąźnikowe sygnałów komórkowych	678
6.1.4. Rola hormonów w regulacji transkrypcji genów	680
6.2. Hormony białkowe i peptydowe	683
6.3. Hormony pochodne aminokwasów	696
6.4. Hormony steroidowe	700
6.4.1. Biosynteza hormonów steroidowych	700
6.5. Czynniki wzrostu i ich receptory	709
6.5.1. Czynniki wazoaktywne i angiogeniczne	712
6.6. Cytokiny i ich receptory	714
7. Biochemia tkanek i narządów	718
7.1. Układ nerwowy	718
7.1.1. Chemizm układu nerwowego	718
7.1.2. Przemiana materii i energii w mózgowiu	719
7.2. Wątroba	723
7.3. Krew	726
7.3.1. Elementy morfotyczne krwi	727
7.3.2. Osocze	730
7.3.3. Zmiany aktywności enzymów i innych składników surowicy krwi w stanach patologicznych	734
7.3.4. Biochemiczne aspekty hemostazy	735
7.3.5. Wymiana gazów	740
7.3.6. Właściwości buforowe krwi	743
7.3.7. Regulacja ciśnienia osmotycznego	745
7.4. Narządy wydalnicze	746

7.4.1.	Nerki ich funkcja biochemiczna	746
7.4.2.	Właściwości moczu prawidłowego	749
7.4.3.	Mocz patologiczny	752
7.5.	Gruzoł sutkowy i mleko	753
7.5.1.	Siara	754
7.5.2.	Mleko	755
7.6.	Mięśnie poprzecznie prążkowane	760
7.6.1.	Budowa i funkcja elementów strukturalnych	761
7.6.2.	Teoria skurczu mięśnia	767
7.6.3.	Mechanizm skurczu mięśni gładkich	767
7.6.4.	Praca mięśnia	769
7.7.	Nasienie	770
7.7.1.	Struktury plemnika i ich funkcja biochemiczna	772
7.7.2.	Chemizm plazmy nasienia	777
7.7.3.	Metabolizm nasienia	780
Skorowidz	784