



# Биохимия витаминов и коферментов

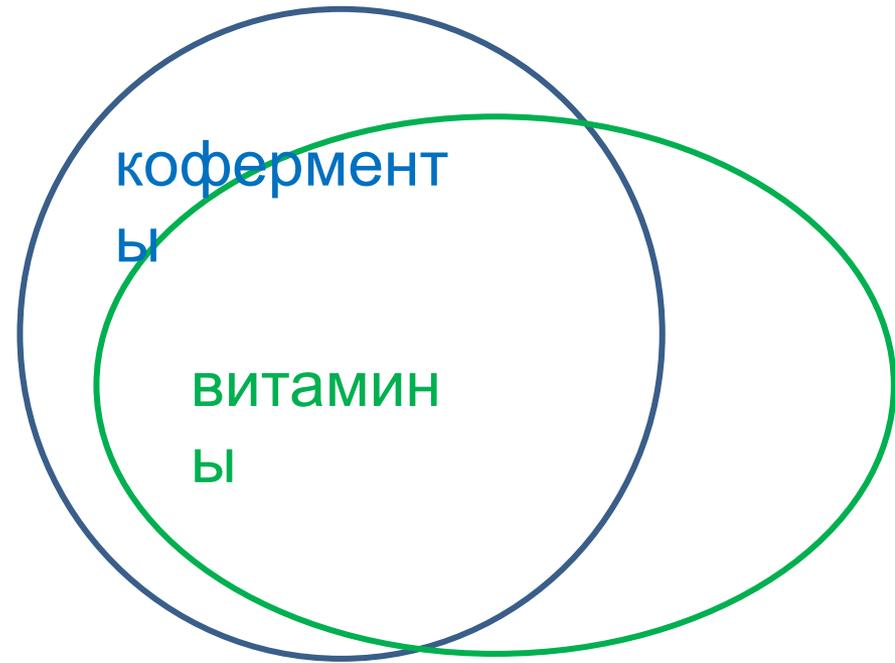
*Бизяев Никита, каф. биохимии  
МГУ имени М.В. Ломоносова*

Киров, 2018 год

версия 1 от  
29.01.18

**Витамины** (sensu Kolman, Rohm, 2005) – основные органические компоненты, которые животный организм не способен синтезировать и которые вынужден потреблять в небольших количествах для использования в метаболизме.

**Кофермент** (sensu википедия) – малые молекулы небелковой природы, специфически соединяющиеся с соответствующими белками, называемыми апоферментами, и играющие

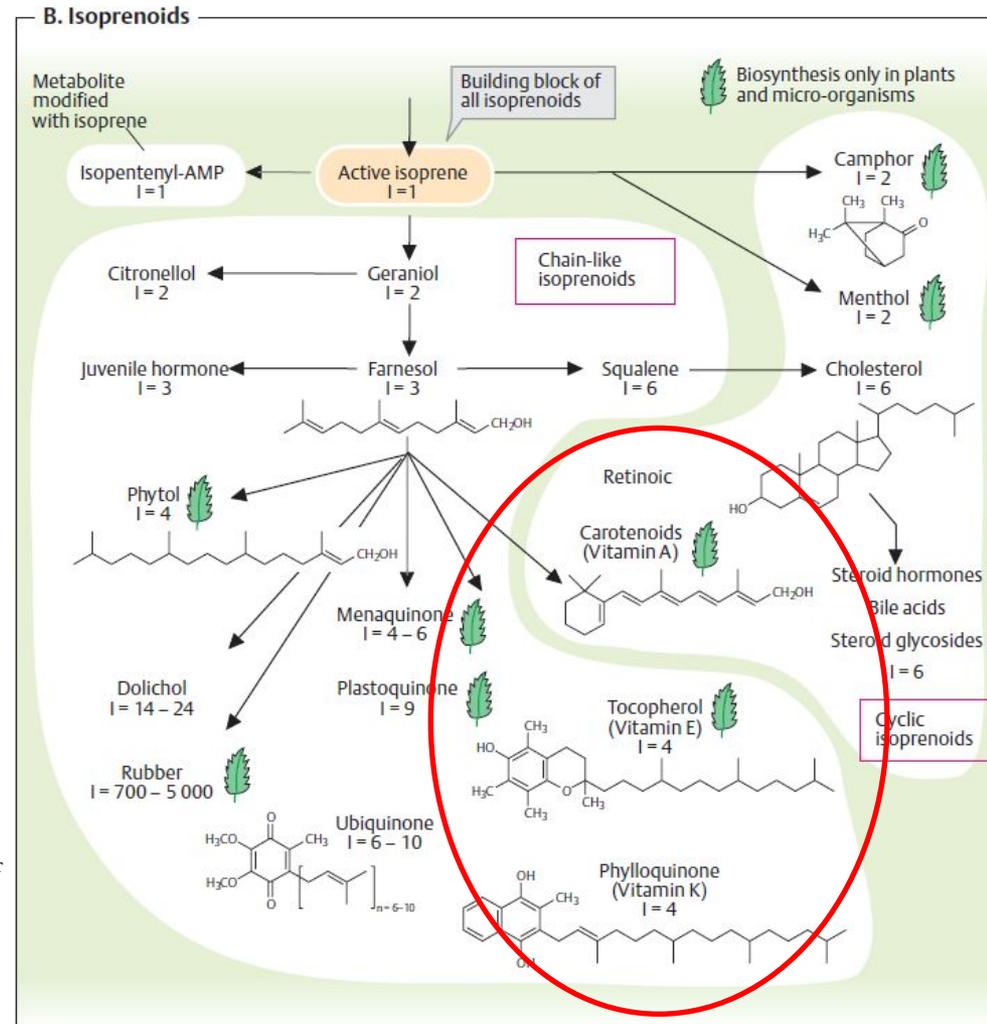
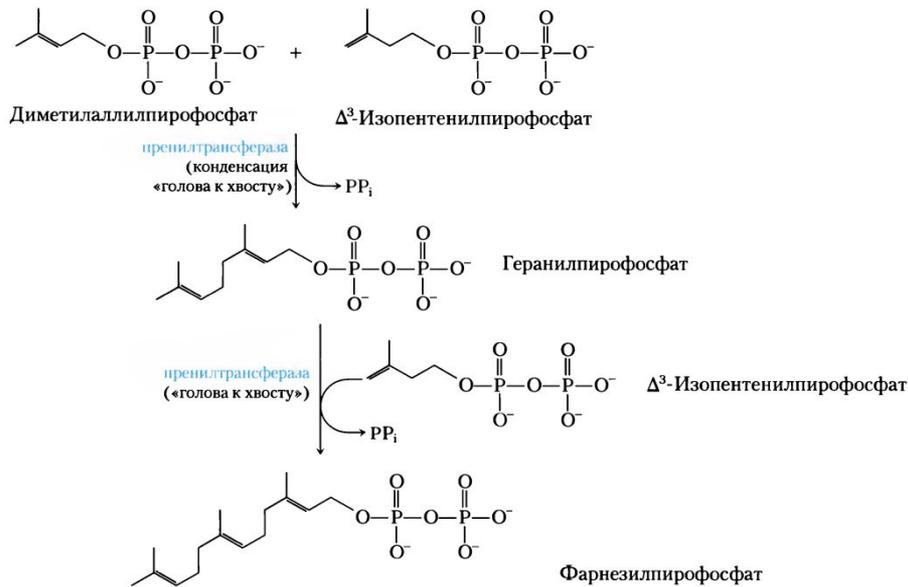
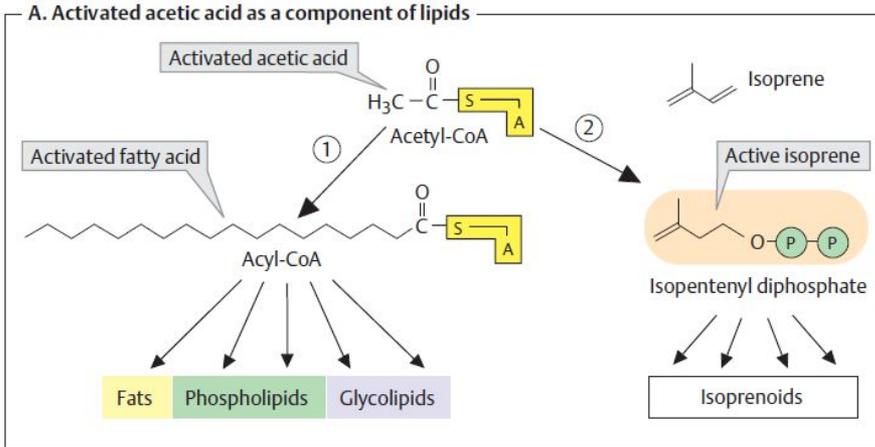


# Хронология наименований ВИТАМИНОВ

- 1840, George Budd предположил, что бери-бери связана с недостатком химического вещества
- 1893, С. Eijkman: лечение паралича с помощью экстракта из риса
- 1912, Casimir Funk: «витаминная теория»: бери-бери, пеллагра, рахит и цинга вызваны недостатком витаминов
- 1915, E. V. McCollum and M. Davis:
  - Vitamine («амин жизни») А – жирорастворимый
  - Vitamine В - водорастворимый
- Vitamine оказались не аминами, переименовали в vitamin
- Выделили другие водорастворимые витамины, ставшие «витаминами группы В»
- Витамин С – противцинговый фактор
- Далее жирорастворимые витамины получали свои буквы, водорастворимые – входили в группу В.
- Некоторые витамины оказались не витаминами

# Изопреноиды

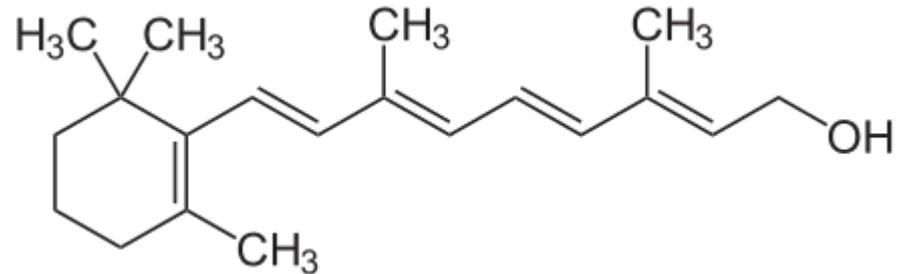
(Kolman, Rohm, 2005)



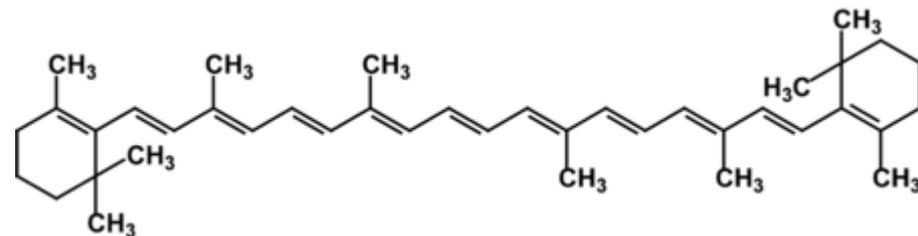
(Ленинджер,

# Ретинол (витамин A<sub>1</sub>)

- Образуется при окислении β-каротина (изопреноид)
- ретиналь (A) - кофактор родопсина (зрение)
- антиоксидант
- ростовой фактор крови и эпителия
- иммунные реакции
- кислота – транскрипционный фактор
- Жирорастворимый
- Хорошо аккумулируется печенью, можно отравиться, является тератогеном
- Гиповитаминоз: куриная слепота
- пигмент птиц (фламинго), рыб и беспозвоночных



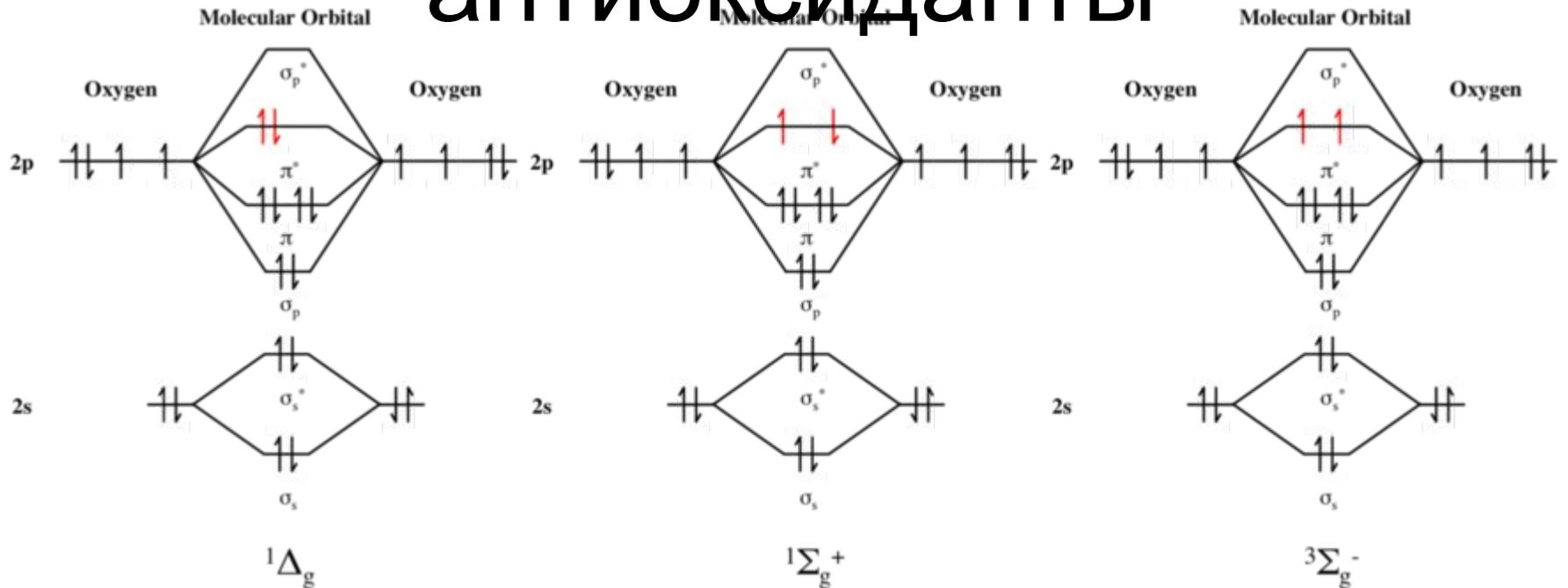
ретинол  
(C<sub>20</sub>)



β-каротин  
(C<sub>40</sub>)



# Каротиноиды как антиоксиданты

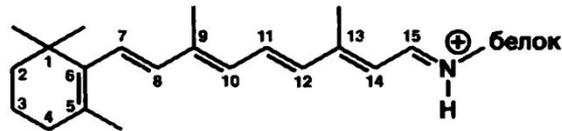
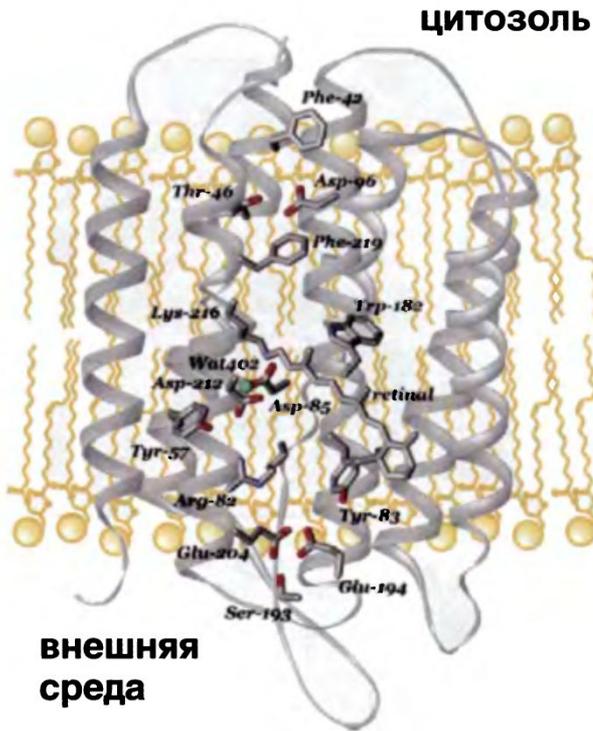


синглетный кислород  
(АФК)

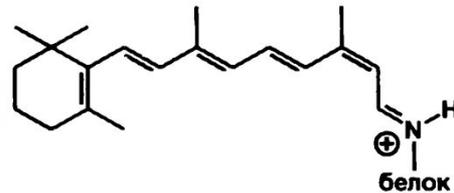
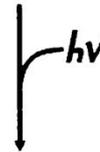
триплетный  
кислород  
(<https://upload.wikimedia.org>)

каротиноиды рассеивают энергию в тепло  
(безопасно)

# Бактериородопсины



Полностью трансизомер



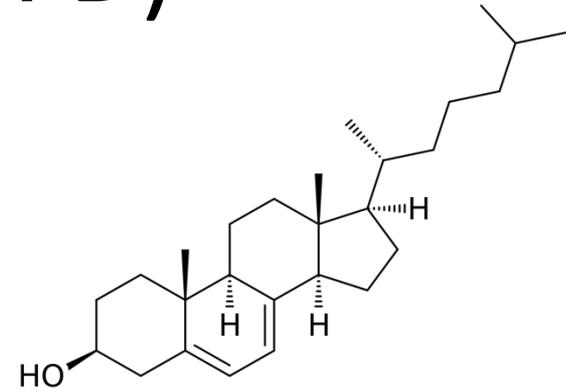
13-Цисизомер

(Скулачев и др.,  
2010)

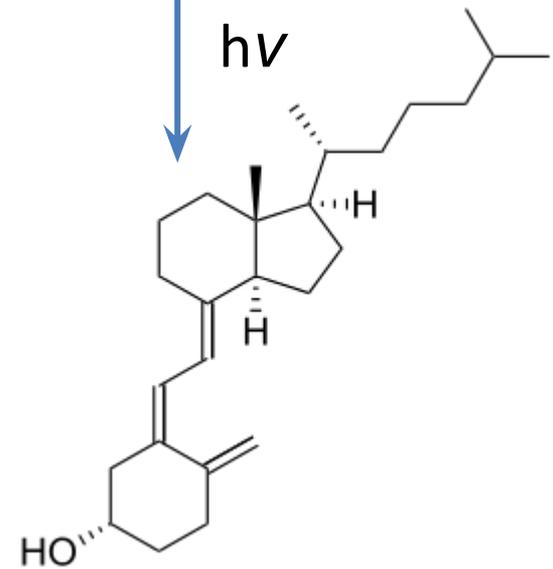
- работа за счет кванта света
- Активный транспорт  $H^+$ ,  $Na^+$  или  $Cl^-$
- бактерии, археи (Na/Cl особенно у галоархей)

# Кальциферол (витамин D)

- Образуется из холестерина под действием УФ (изопреноид)
- Формы по радикалам D кольца ( $D_1$ - $D_5$ )
- регулирует метаболизм кальция и фосфата:
  - усиливает его сорбцию в почках и кишечнике
  - перестройки и минерализация костей
  - стимулирует синтез Ca-связывающих белков
- мембранные и цитоплазматические рецепторы
- Жирорастворим
- 10-кратный избыток от нормы сильно токсичен
- Гиповитаминоз: рахит



7-  
оксихолестерол

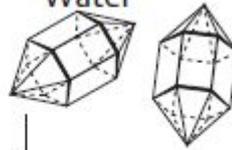


кальциферол

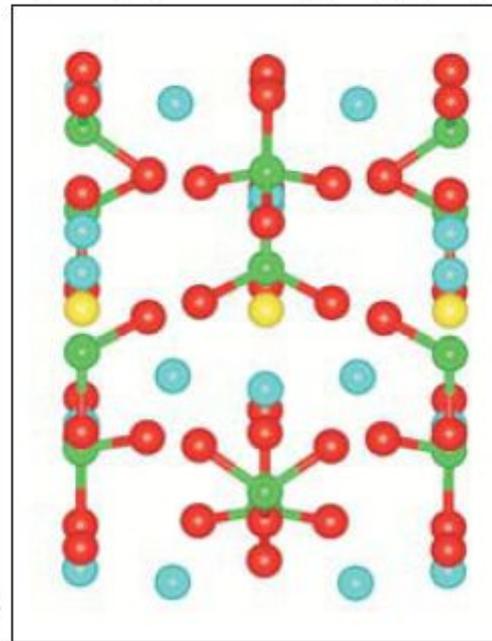
A. Bone

Functions:  
Mechanical support  
Storage for  $Ca^{2+}$   
and phosphate  
Synthesis of blood cells  
Maturation of B cells

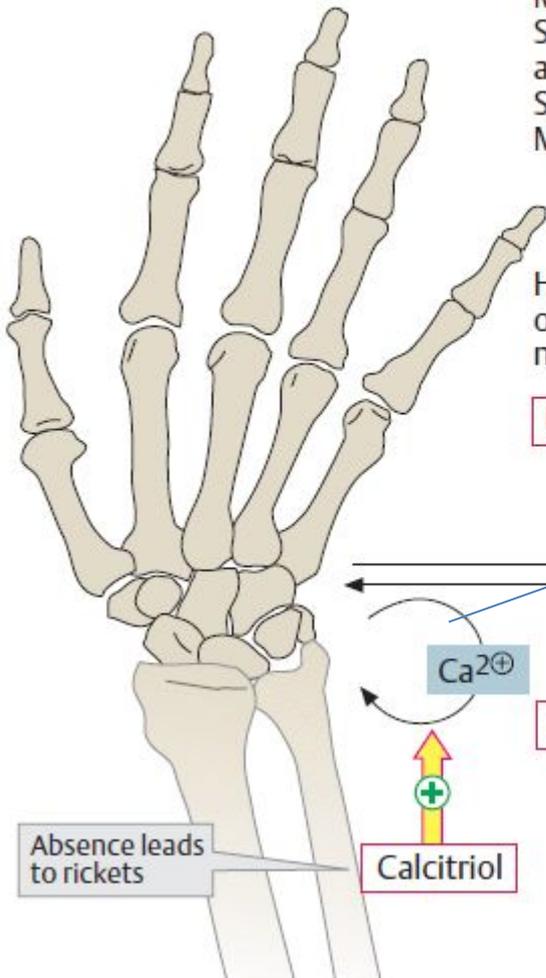
Composition:  
Inorganic  
Apatite  
Carbonate  
Water  
Organic  
Type I collagen  
Proteoglycans  
Phosphatases



Hydroxyapatite  $Ca_{10}(PO_4)_6(OH)_2$



● O  
● Ca  
● P  
●  $OH^-$



Hormones  
of the calcium  
metabolism

Parathyroid hormone

+

$Ca^{2+}$   
in plasma

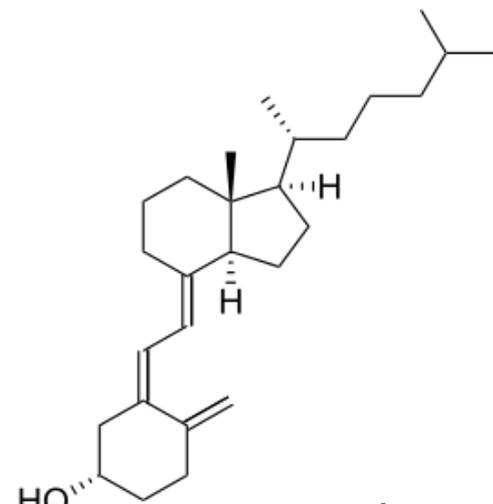
Calcitonin

+

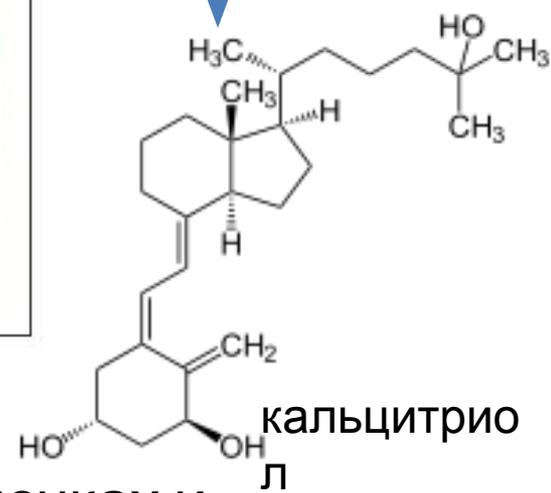
Calcitriol

+

Absence leads  
to rickets



кальциферо  
л

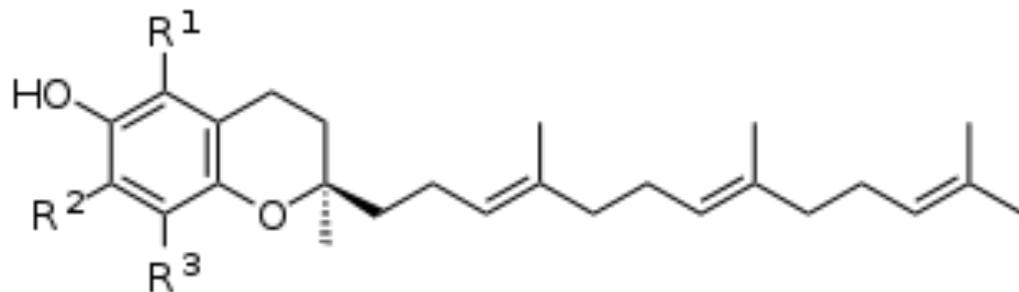


кальцитрио  
л

Гидроксيليруется цитохромом P450 в почках и печени до кальцитриола

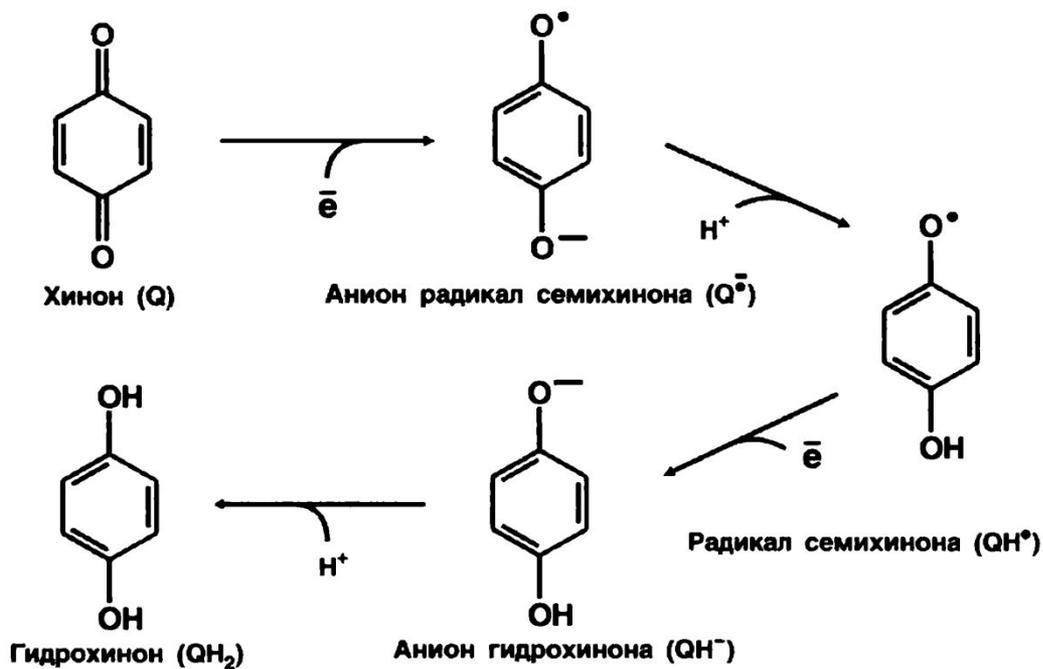
# Хиноны

Жирорастворимы



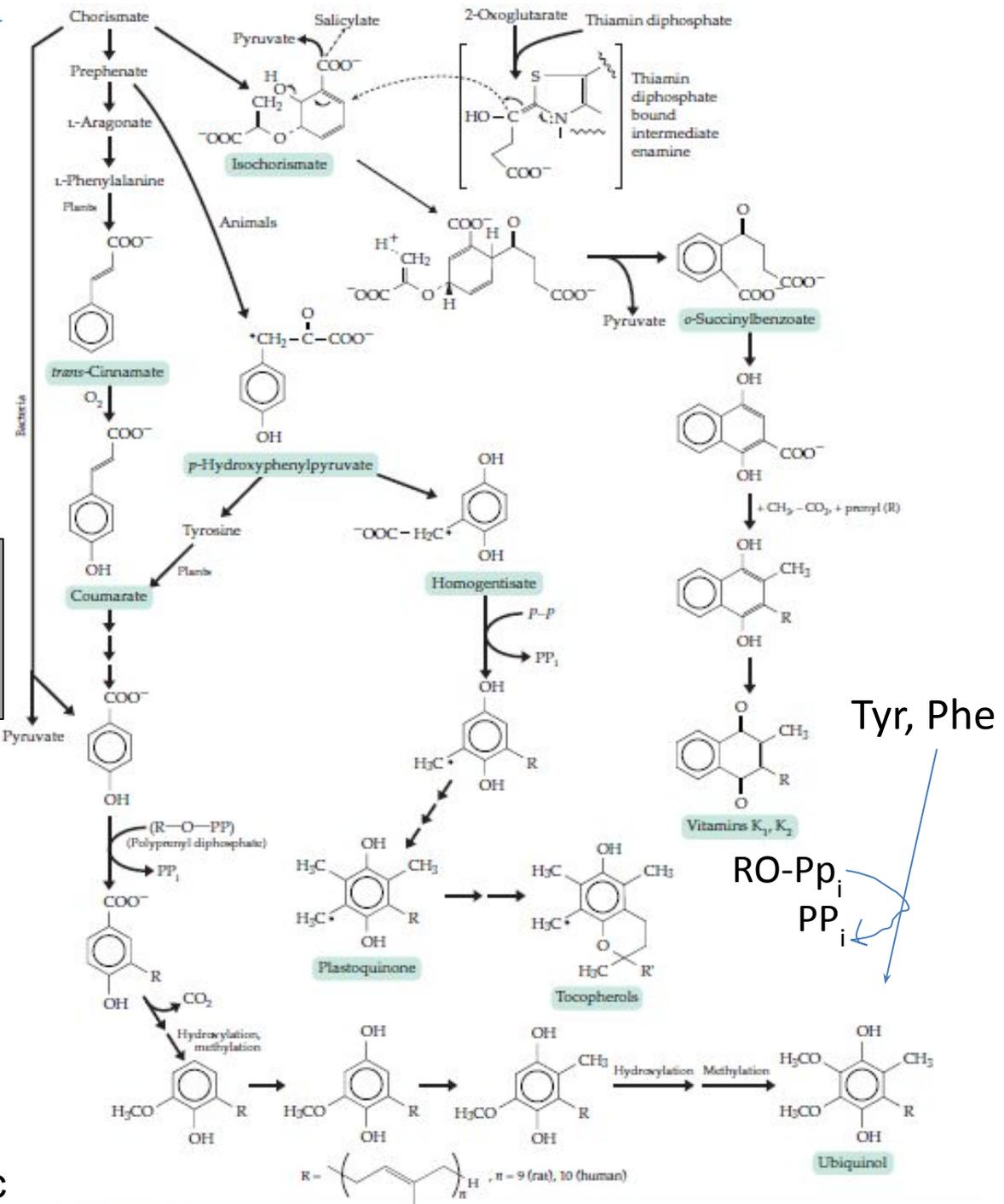
ХИНО

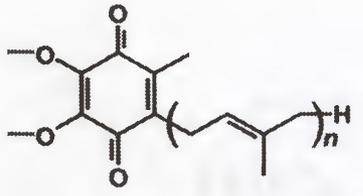
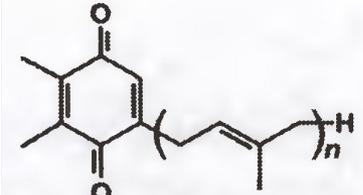
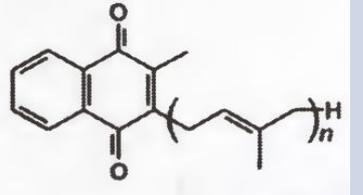
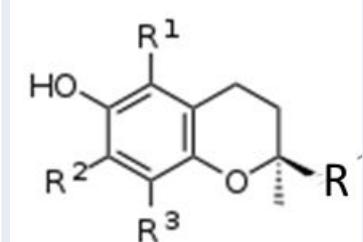
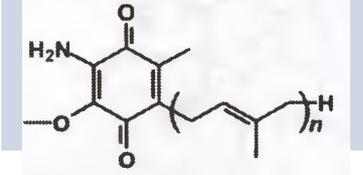
изопреноидный  
ХВОСТ



(Скулачев и др., 2010)

ШИКИМАТ  
 Рибулозо-4-фосфат  
 ФЕП  
 пентозофосфатный путь  
 глюкоза  
 У ЖИВОТНЫХ  
 нет  
 шикиматного  
 пути  
 ацетил-соА  
 R –  
 изопреноидный  
 остаток

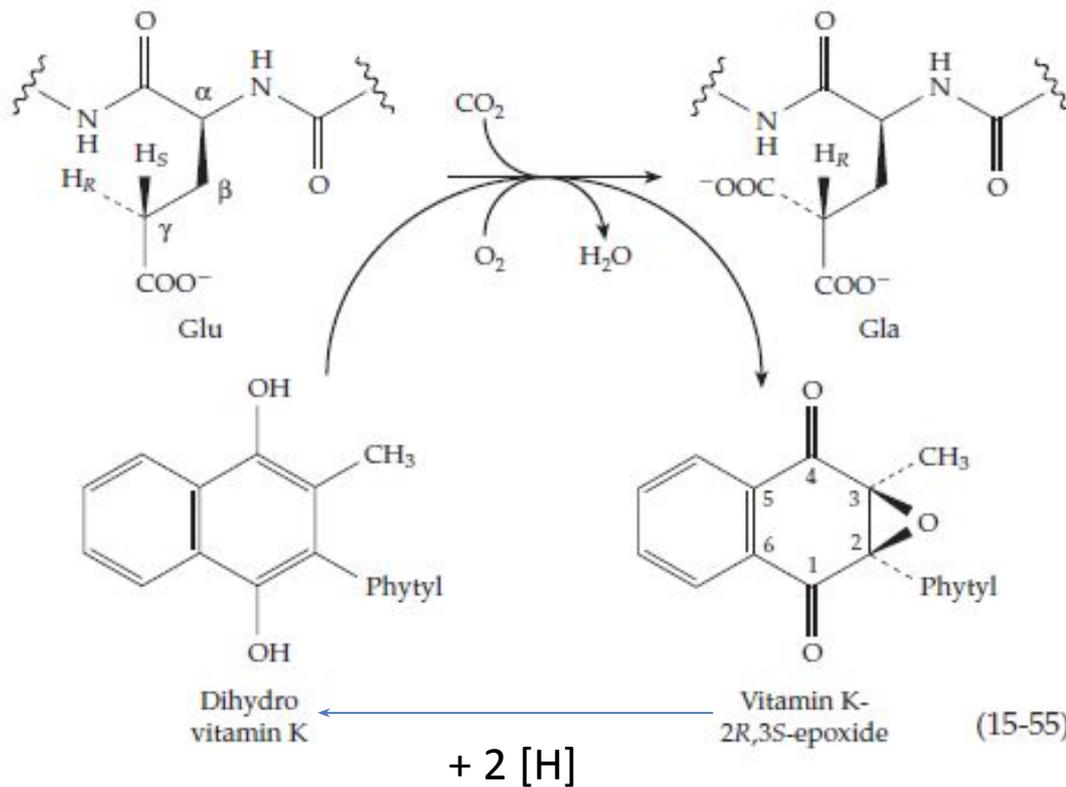


формула	название	функция
	Убихион (UQ), кофермент Q (CoQ) $n = 10$	<ul style="list-style-type: none"> <li>• ЭТЦ митохондрий, фотосистем</li> <li>• Синтезируется в митохондриях из ароматических аминокислот и AcCoA</li> </ul>
	Пластохинон (PQ)	<ul style="list-style-type: none"> <li>• ЭТЦ хлоропластов</li> </ul>
	Филлохинон, или витамин K <sub>1</sub> Менахинон (MQ), Витамин K <sub>2</sub>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Синтез <math>\gamma</math>-карбоксиглутамата (Gla)</li> <li>• Свертываемость крови</li> <li>• MQ: Фумаратное дыхание бактерий кишечника</li> </ul>
MQ		
	Токоферолы, Витамин E	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Антиоксидант фосфолипидов мембран, Se-содержащих белков</li> <li>• ЭТЦ бактерии <i>Butyrovibrio fibrisolvens</i> в рубце</li> </ul>
	Родохинон	Фумаратное дыхание у имаго аскарид в анаэробных условиях

(Формулы: Скулачев и др., 2010,

<https://doi.org/10.26907/2541-7746.2010.01.001-010>)

# Витамин К: синтез Gla

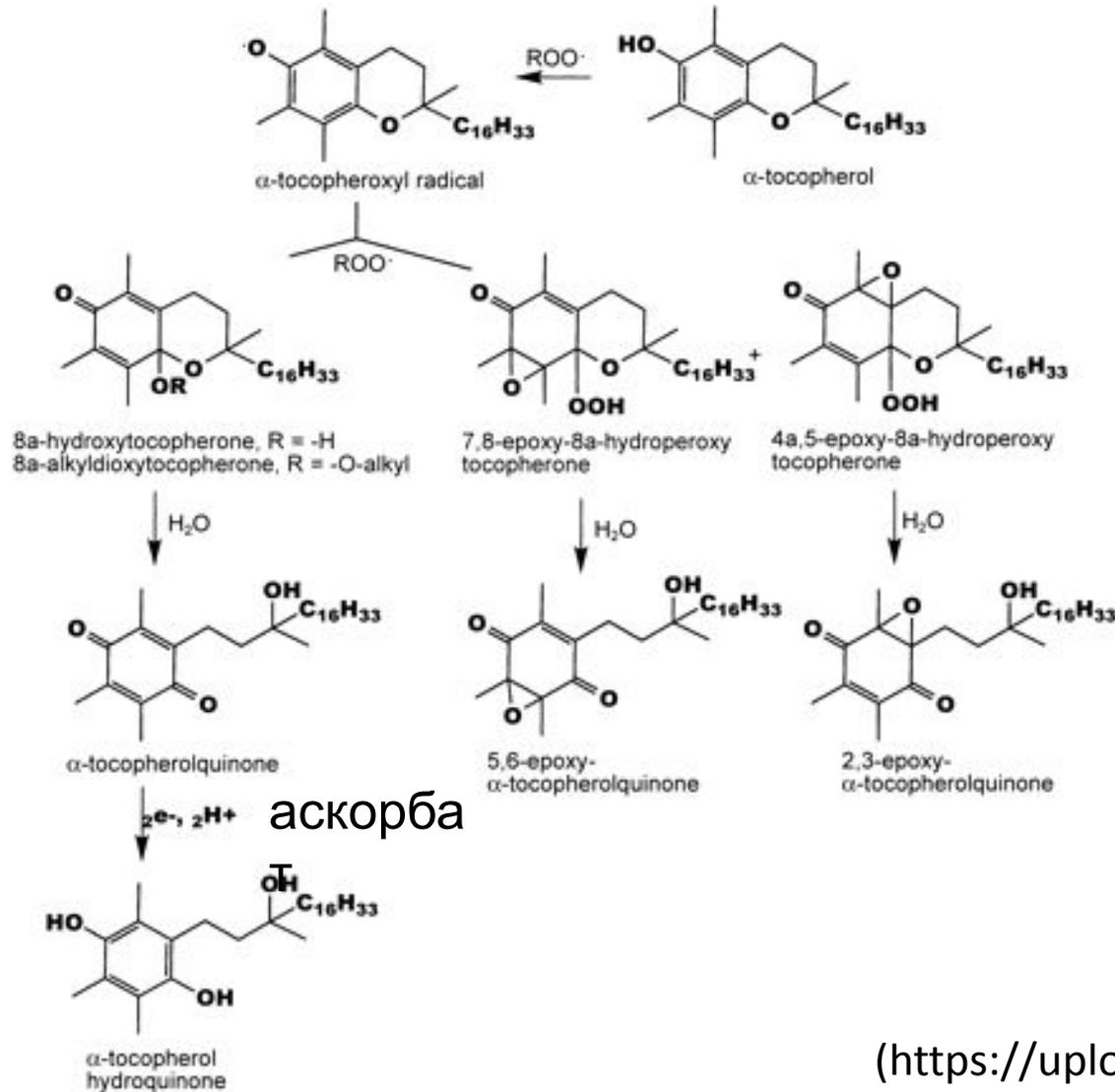


(Metzler, 2003, с доп.)

- антигеморрагический фактор
- Gla-белки:
  - протромбин, факторы свертывания крови VII, IX, X, белкт С, S, Z
  - остеокальцин, матричный Gla-белок
- Блокаторы:
  - дикумарол из клевера,
  - антикоагулянт и мышинный яд
  - варфарин

(15-55)

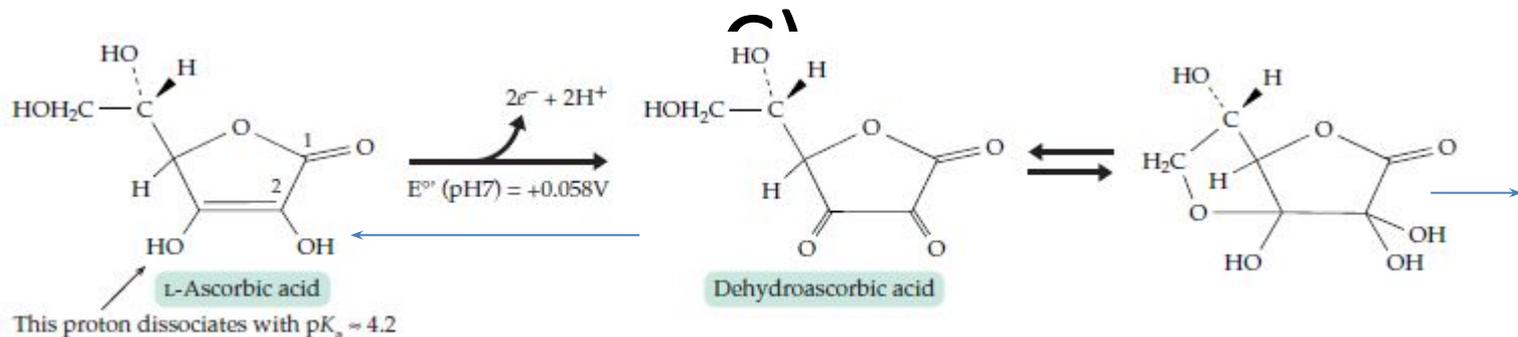
# Витамин Е: антиоксидант



(<https://upload.wikimedia.org>)

(Metzler, 2003 с доп.)

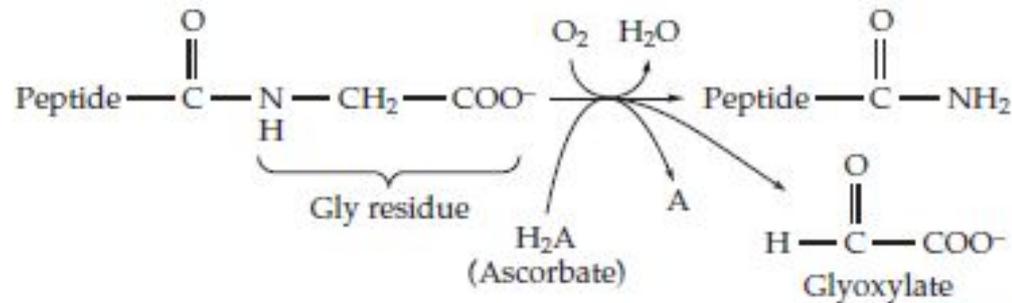
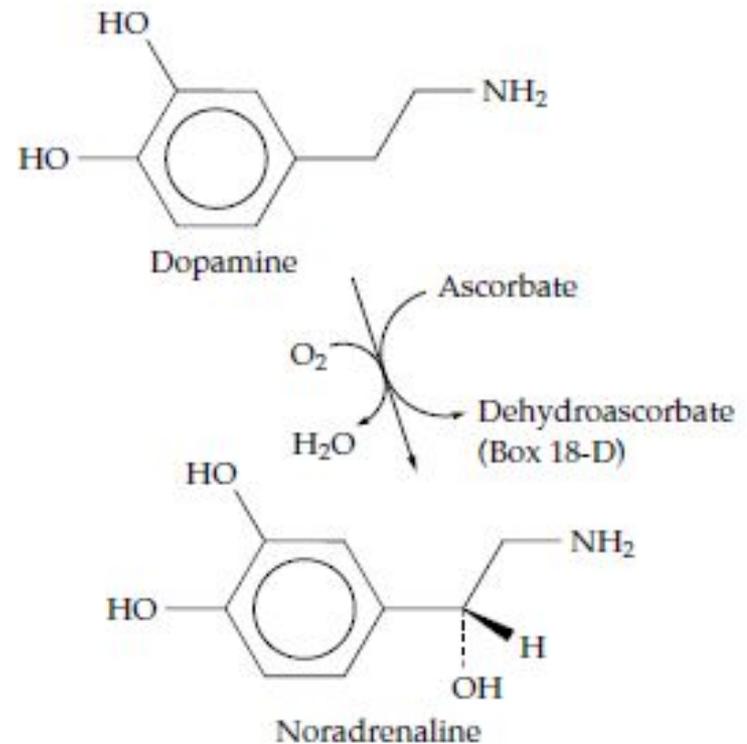
# L-Аскорбиновая кислота (Витамин



- Синтезируется из глюкозы. У человека, приматов, морских свинок нет гулонолактон-оксидазы
- Восстановитель (ОВР:  $2e^- + 2H^+$ )
- антиоксидант (ОВР с глутатионом, токоферолом, липоевой кислотой, липопротеинами, радикалами)
- Восстановление железа  $Fe^{3+} \rightarrow Fe^{2+}$  (в том числе в 4-пролилгидроксилазе и лизилгидроксилазе, формирующие коллаген)
- регуляция обмена железа, коллагена, инсулина
- Реакции гидроксирования
- Гиповитаминоз: цинга
- Гипервитаминоз спорный, данные об образовании свободных радикалов, катаракты

# Аскорбат в реакциях гидроксирования

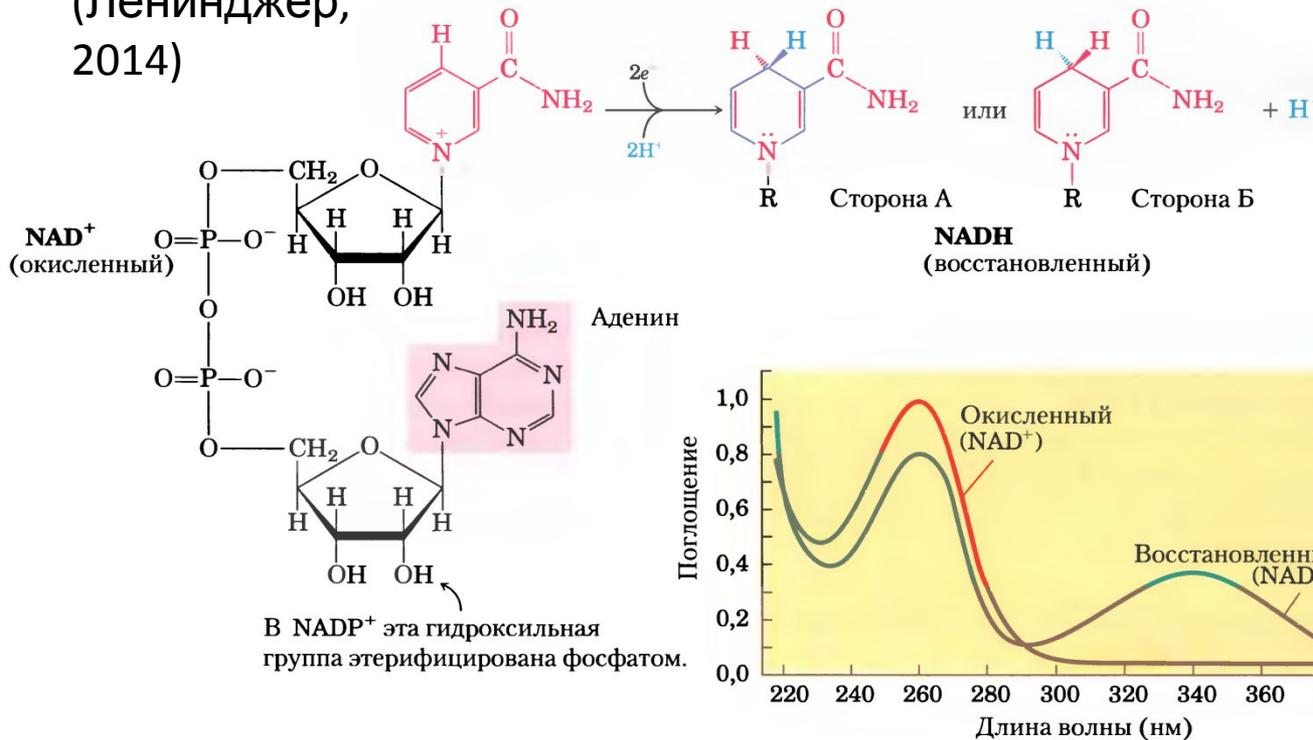
- деградация тирозина
- синтез норадреналина (β-дофамингидроксилаза)
- синтез желчных кислот
- синтез ароматики (Phe → Tyr)



(Metzler, 2003, c

# NAD<sup>+</sup> и NADP<sup>+</sup>

(Ленинджер,  
2014)



$NAD^+/NADH > 1$

катаболизм

$NADP^+/NADHP < 1$

анаболизм

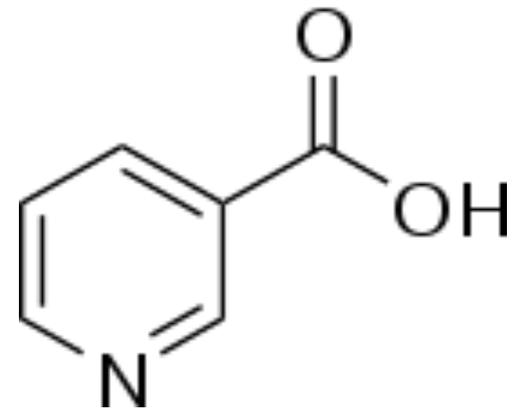
*a*

*b*

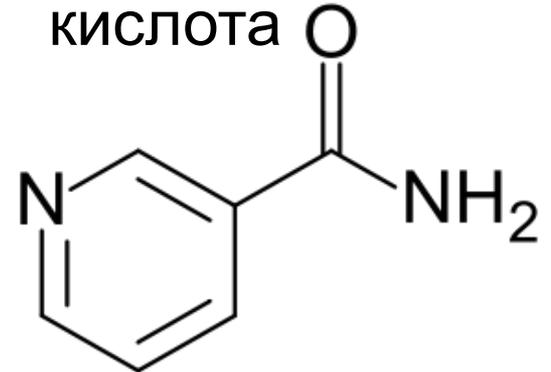
- никотинамидадениндинуклеотид(фосфат)
- ОВР: Перенос H<sup>-</sup> (2e<sup>-</sup> + 1 H<sup>+</sup>)
- Кофермент оксидоредуктаз
- Сигналлинг
- Водорастворим
- Недостаток: пеллагра

# Синтез NAD(P)<sup>+</sup>

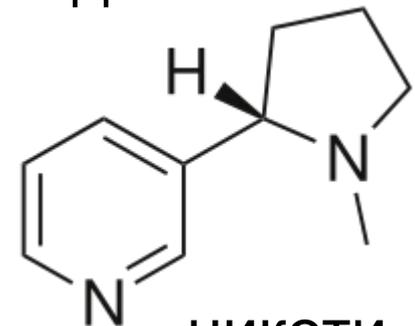
- Из триптофана (Trp) (мало у животных)
  - Из витамина В<sub>3</sub> (PP) – алкалоида из Trp:
    - Из никотиновой кислоты (ниацина)
    - Из никотинамида
- Не из никотина



НИКОТИНОВАЯ  
КИСЛОТА

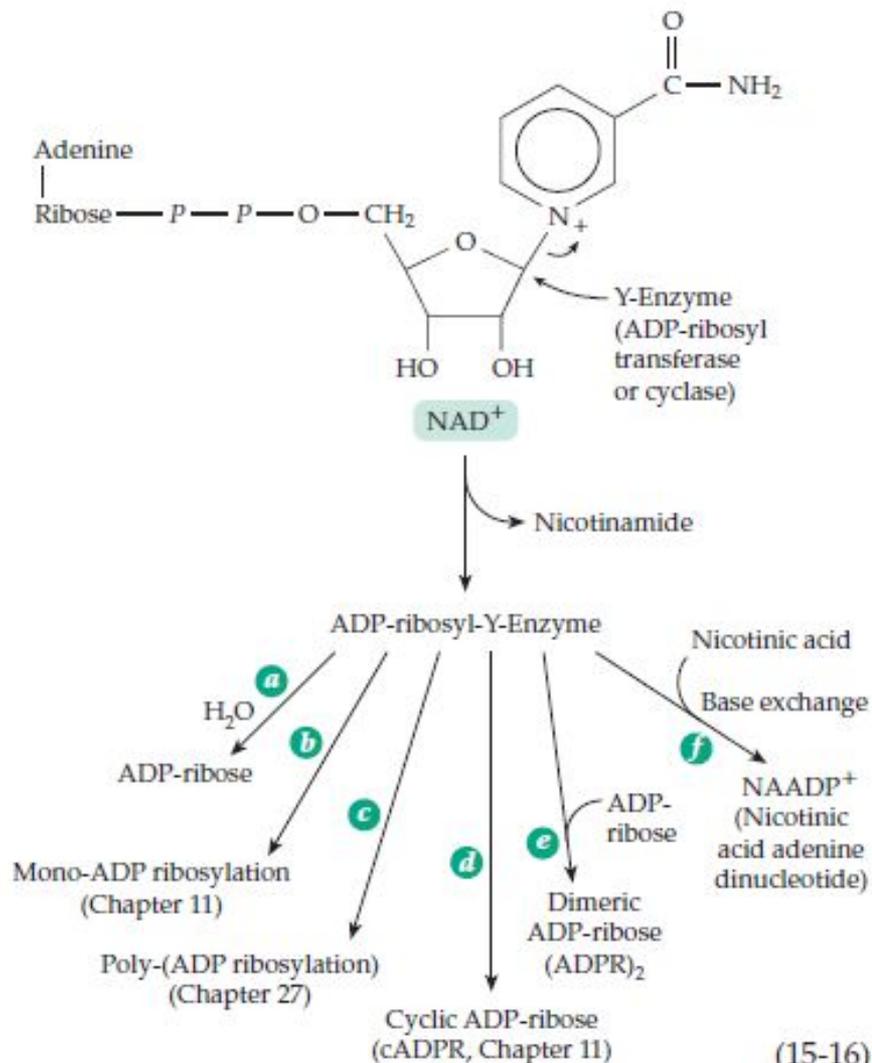


НИКОТИНАМИ  
Д



НИКОТИ

# NAD(P)<sup>+</sup> СИГНАЛИНГ

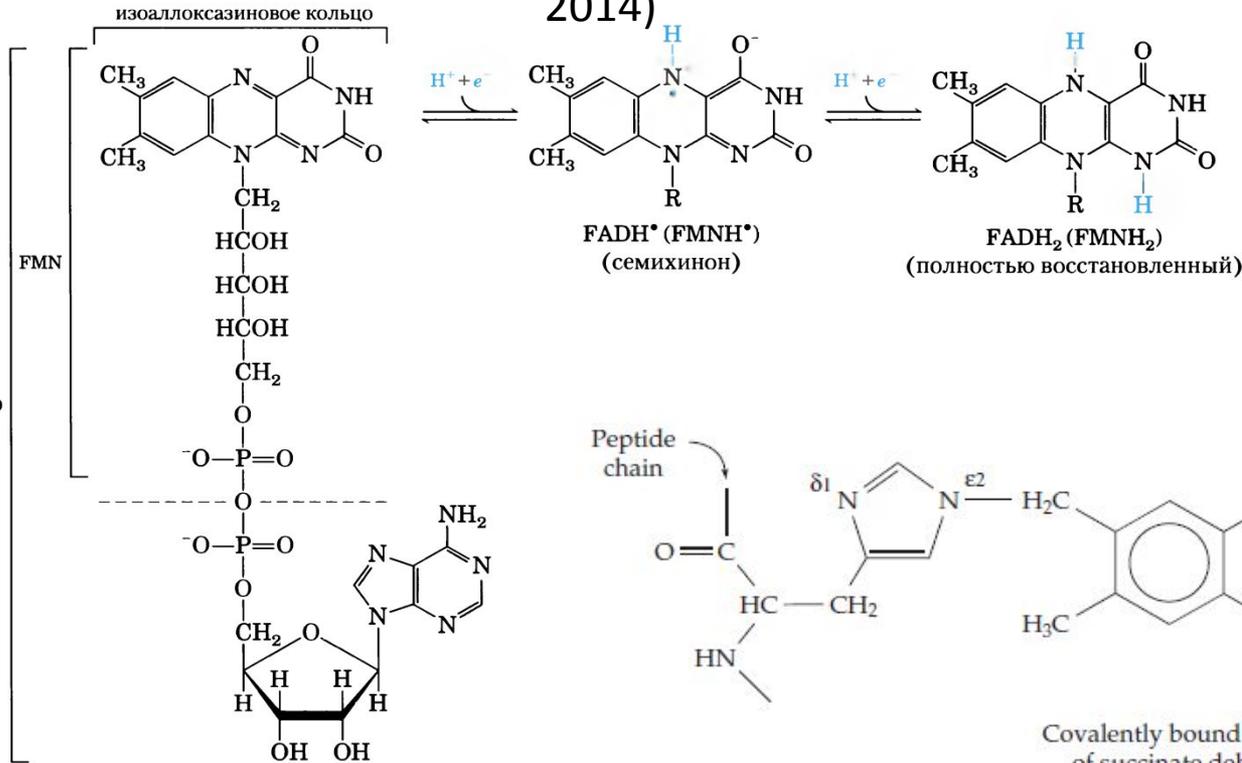


(15-16)

(Metzler, 2003)

# FAD и FMN

(Ленинджер,  
2014)

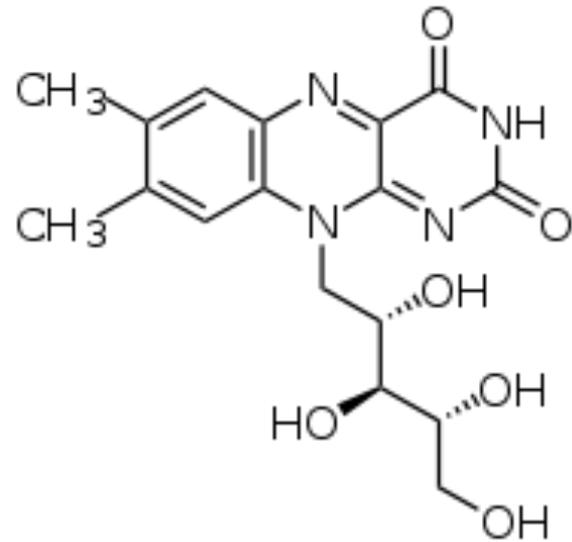


ковалентная связь с белком в  
сукцинатдегидрогеназе

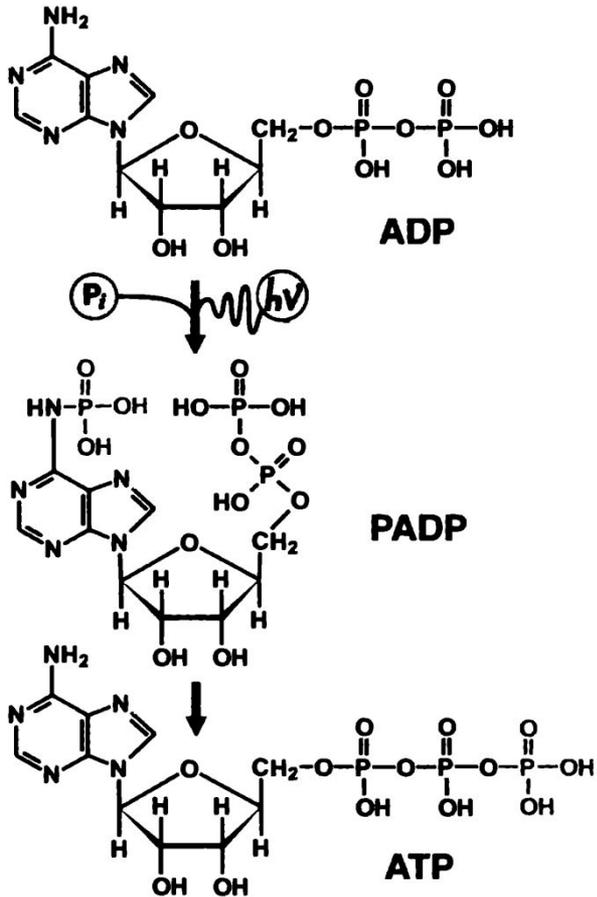
- флавионамидадениндинуклеотид (FAD),  
фливинаденинмононуклеотид (FMN)
- ОВР: Перенос  $2e^- + 2H^+$
- кофермент оксидоредуктаз, ДНК-

# Рибофлавин (витамин В<sub>2</sub>)

- У растений и бактерий синтезируется из ГМФ
- Производные:
  - FAD
  - FMN
  - Криптохромы
  - ДНК фотолиаза
  - кофермент F<sub>420</sub> метаногенов
  - розеофлавин – антибиотик  
*Streptomyces davawensis*



# Адениновая ручка



ковалентно связанные  
кофакторы рибозимов РНК-  
мира?

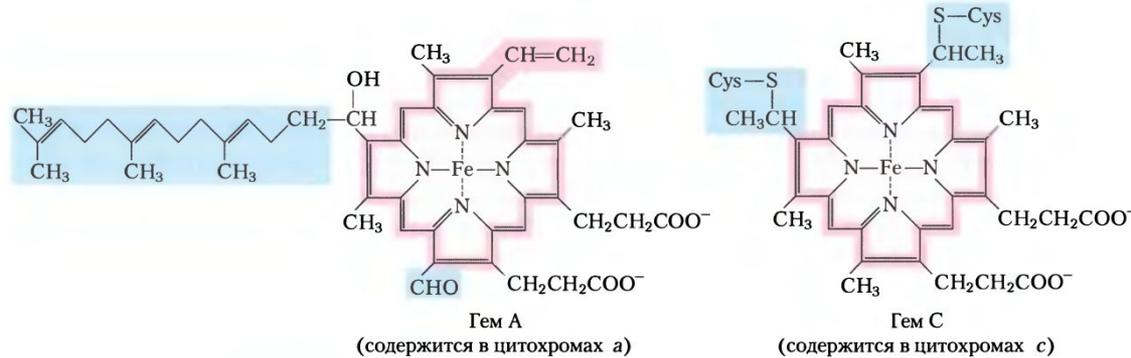
гипотеза

(Скулачев и др.,  
2010)

аденинового фотосинтеза:  
передача энергии кванта?

# Цитохромы

- белок+ гем +  $Fe^{2+}$
  - ОВР:  $1 e^-$
  - cyt P450:  
гидроксилирование
- ## НЕ ВИТАМИН



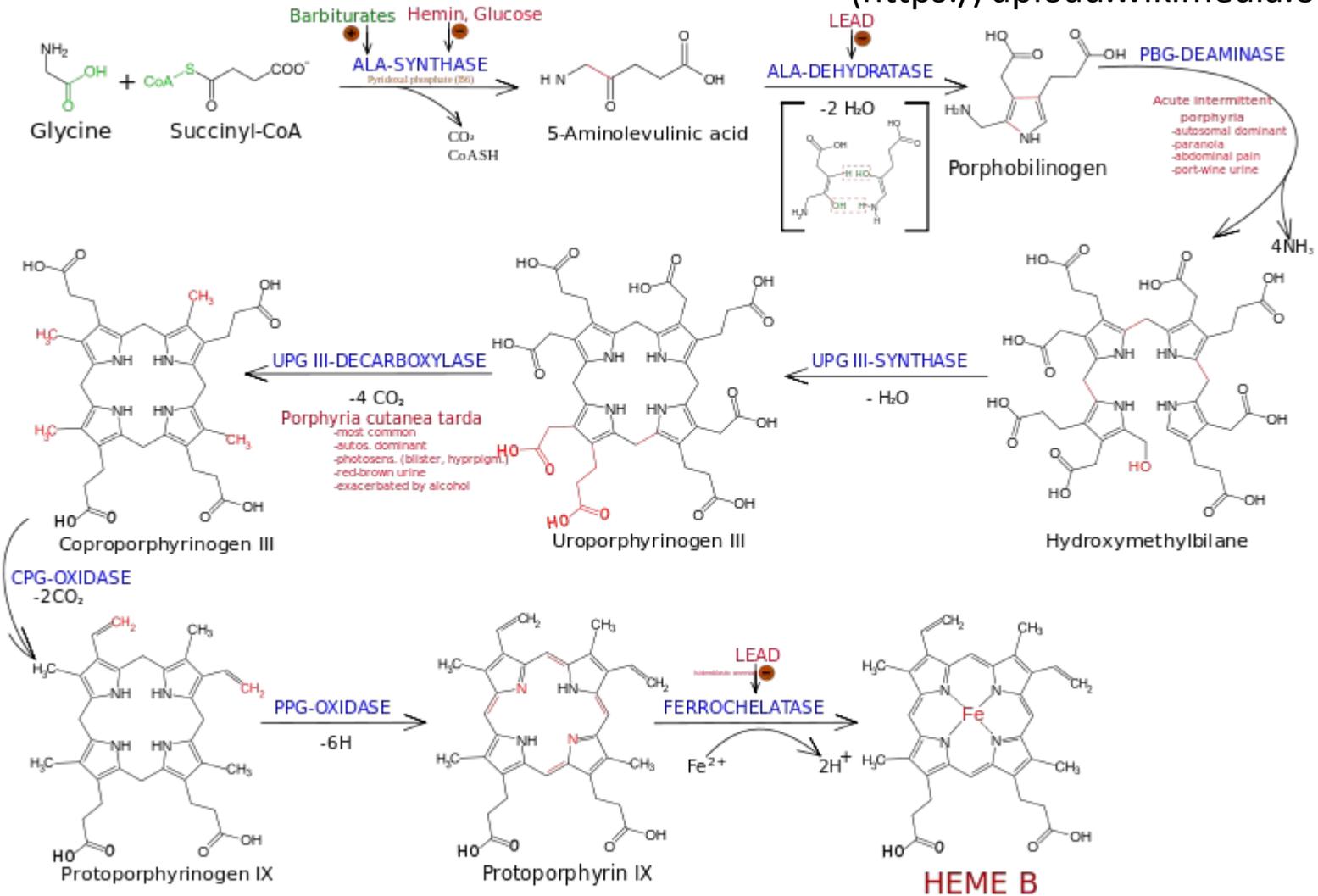
(Ленинджер,  
2014)

гем синтезируется из:

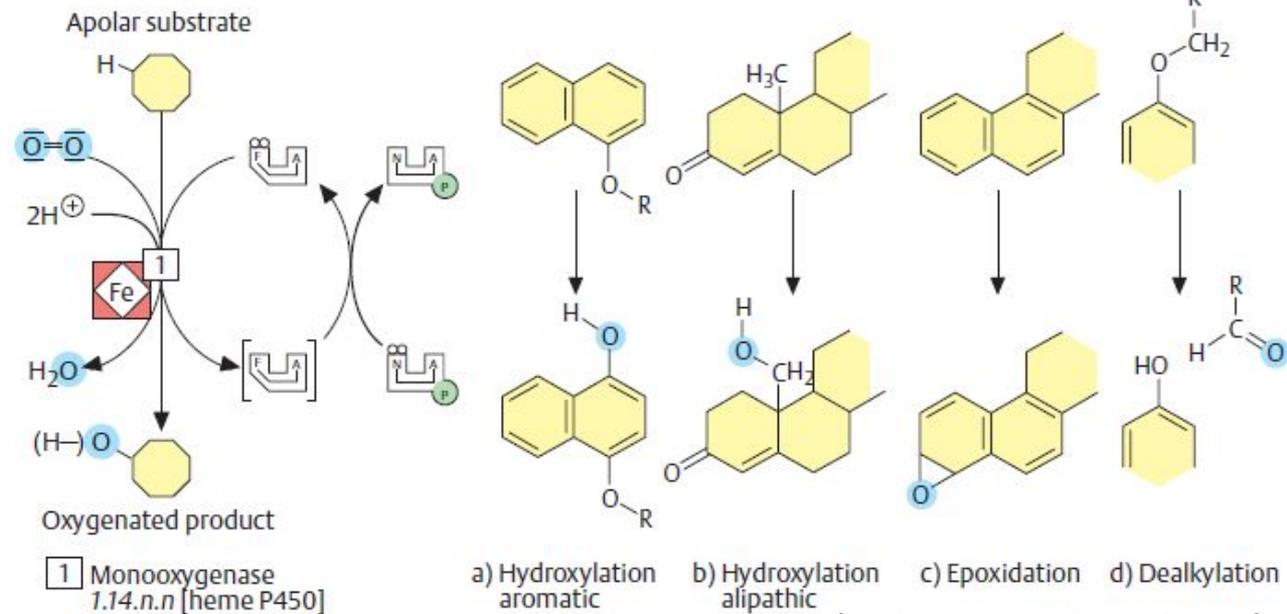
- глицин и SucCoA  
(животные, дрожжи,  
бактерии)
- глутамил-тРНК  
(пластиды,  
цианобактерии,  
бактерии)

# Синтез гема

(<https://upload.wikimedia.org>)

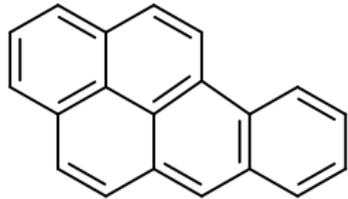


# Цитохром P 450

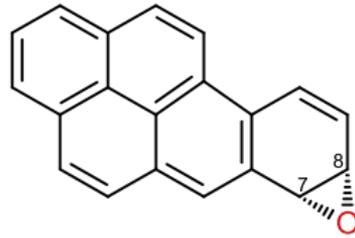
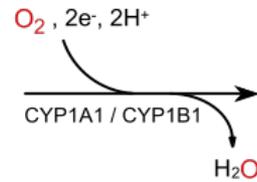


- Поглощает квант света с длиной волны 450 нм
- Моноксигеназа (оксидоредуктаза)
- 700 изоформ
- Кофакторы: cyt b, FAD, NADPH, иногда еще FMN
- Повышение гидрофильности неполярных соединений (легче работать и выводить)
- Биосинтез стероидов, желчных кислот, эйкозаноидов, витамина D, лигнина и гидроксильных жирных кислот (у растений)
- Деградация этанола, ксенобиотиков, лекарств
- Находится в митохондриях/микросомах в печени и стероид-синтезирующих клеток

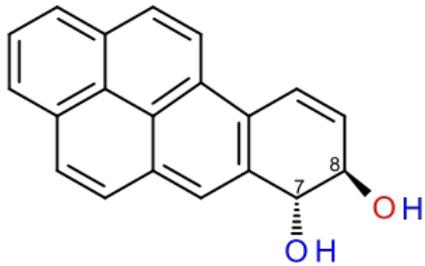
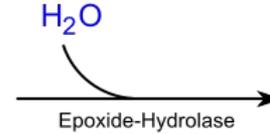
# Цитохром Р 450 делает канцероген



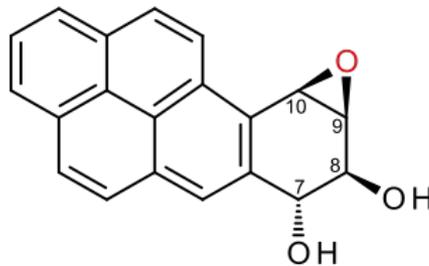
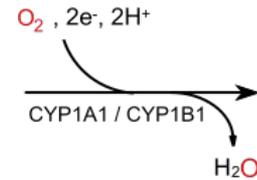
benzo[a]pyrene



(+)benzo[a]pyrene-7,8-epoxide

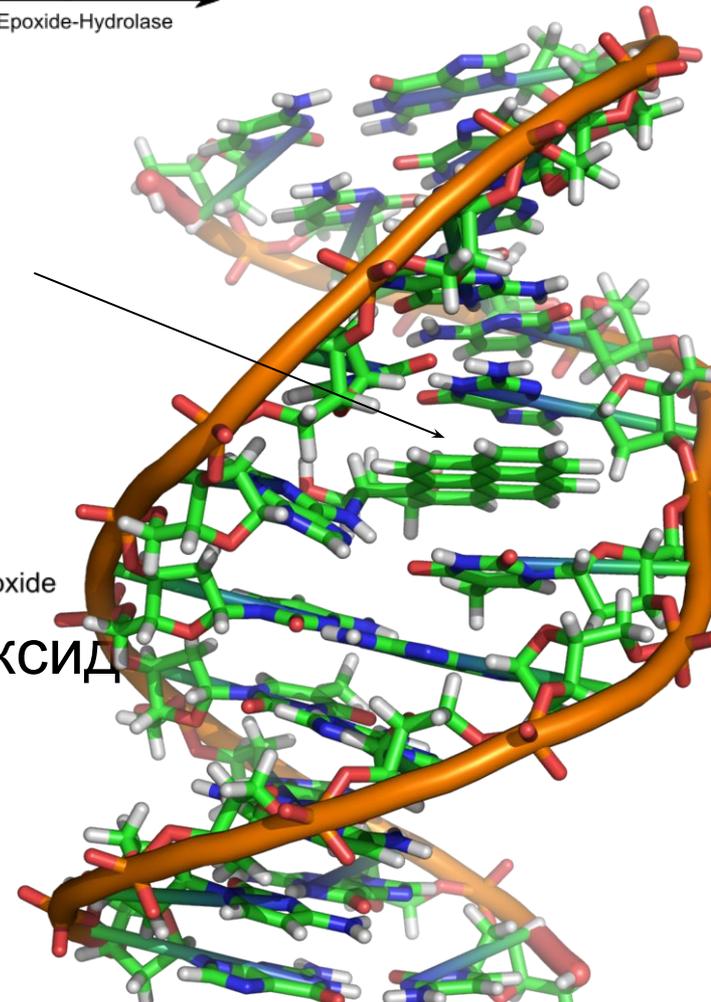


(-)benzo[a]pyrene-7,8-dihydrodiol

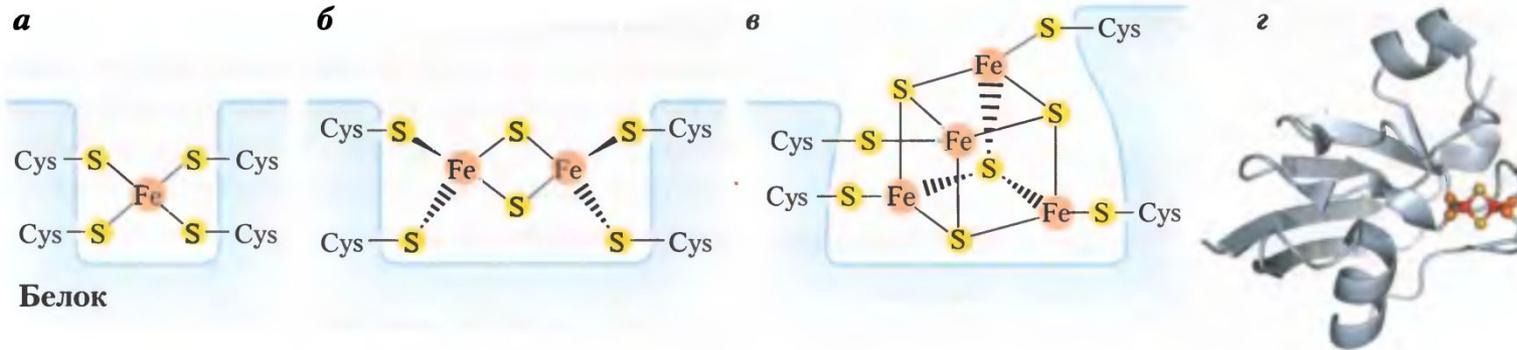


(+)benzo[a]pyrene-7,8-dihydrodiol-9,10-epoxide

канцерогенный эпоксид  
бензо(а)пирена



# FeS кластеры



Белок

(Ленинджер,  
2014)

- обычно собираются сами
- Могут быть и другие металлы (Cu, Ni, Co ...)
- ОВР:  $1 e^-$

НЕ ВИТАМИН

(Ленинджер,  
2014)

# ОВР

Окисление:  $\text{Fe}^{2+} \rightleftharpoons \text{Fe}^{3+} + \text{e}^-$

Восстановление:  $\text{Cu}^{2+} + \text{e}^- \rightleftharpoons \text{Cu}^+$

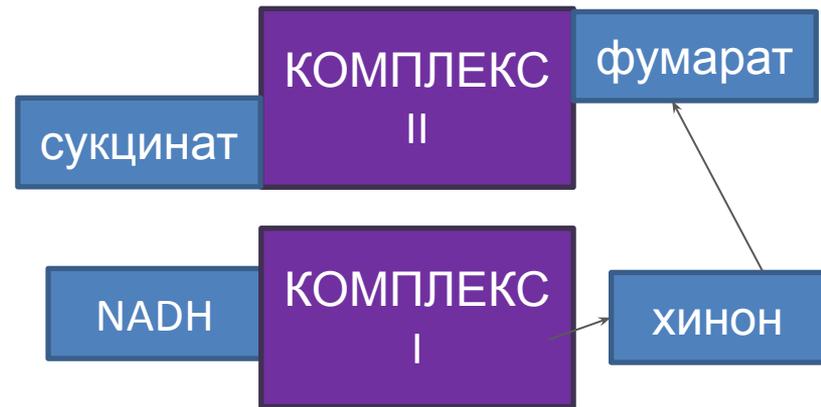
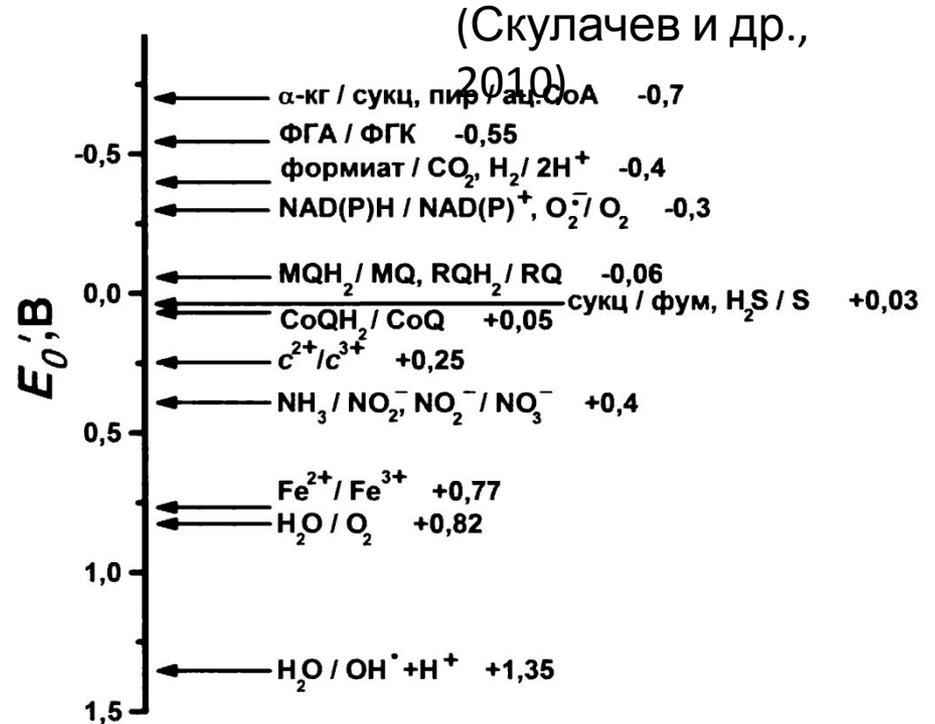
- Любое вещество может и принять, и отдать электрон.
- Но в паре одно из веществ более склонно отдать, а другое – принять (разница восстановительных потенциалов, dE).
- За счет разницы потенциалов можно

Полуреакция	$E^\circ$ , В
$\frac{1}{2}\text{O}_2 + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{H}_2\text{O}$	0,816
$\text{Fe}^{3+} + \text{e}^- \rightarrow \text{Fe}^{2+}$	0,771
$\text{NO}_3^- + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{NO}_2^- + \text{H}_2\text{O}$	0,421
Цитохром <i>f</i> ( $\text{Fe}^{3+}$ ) + $\text{e}^- \rightarrow$ цитохром <i>f</i> ( $\text{Fe}^{2+}$ )	0,365
$\text{Fe}(\text{CN})_6^{3-}$ (феррицианид) + $\text{e}^- \rightarrow \text{Fe}(\text{CN})_6^{4-}$	0,36
Цитохром <i>a</i> <sub>3</sub> ( $\text{Fe}^{3+}$ ) + $\text{e}^- \rightarrow$ цитохром <i>a</i> <sub>3</sub> ( $\text{Fe}^{2+}$ )	0,35
$\text{O}_2 + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{H}_2\text{O}_2$	0,295
Цитохром <i>a</i> ( $\text{Fe}^{3+}$ ) + $\text{e}^- \rightarrow$ цитохром <i>a</i> ( $\text{Fe}^{2+}$ )	0,29
Цитохром <i>c</i> ( $\text{Fe}^{3+}$ ) + $\text{e}^- \rightarrow$ цитохром <i>c</i> ( $\text{Fe}^{2+}$ )	0,254
Цитохром <i>c</i> <sub>1</sub> ( $\text{Fe}^{3+}$ ) + $\text{e}^- \rightarrow$ цитохром <i>c</i> <sub>1</sub> ( $\text{Fe}^{2+}$ )	0,22
Цитохром <i>b</i> ( $\text{Fe}^{3+}$ ) + $\text{e}^- \rightarrow$ цитохром <i>b</i> ( $\text{Fe}^{2+}$ )	0,077
Убихинон + $2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow$ убихинол + $\text{H}_2$	0,045
Фумарат <sup>2-</sup> + $2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow$ сукцинат <sup>2-</sup>	0,031
$2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{H}_2$ (при стандартных условиях, рН 0)	<b>0,000</b>
Кротонил-СоА + $2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow$ бутирил-СоА	-0,015
Оксалоацетат <sup>2-</sup> + $2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow$ малат <sup>2-</sup>	-0,166
Пируват <sup>-</sup> + $2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow$ лактат <sup>-</sup>	-0,185
Ацетальдегид + $2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow$ этанол	-0,197
$\text{FAD} + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{FADH}_2$	-0,219 <sup>a</sup>
Глутатион + $2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow$ $\rightarrow 2$ восстановленных глутатиона	-0,23
$\text{S} + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{H}_2\text{S}$	-0,243
Липоевая кислота + $2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow$ $\rightarrow$ дигидролипоевая кислота	-0,29
$\text{NAD}^+ + \text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{NADH}$	-0,320
$\text{NADP}^+ + \text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{NADPH}$	-0,324
Ацетоацетат + $2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow$ $\beta$ -гидроксибутират	-0,346
$\alpha$ -Кетоглутарат + $\text{CO}_2 + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow$ изоцитрат	-0,38
$2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{H}_2$ (при рН 7)	-0,414
Ферредоксин ( $\text{Fe}^{3+}$ ) + $\text{e}^- \rightarrow$ ферредоксин ( $\text{Fe}^{2+}$ )	-0,432



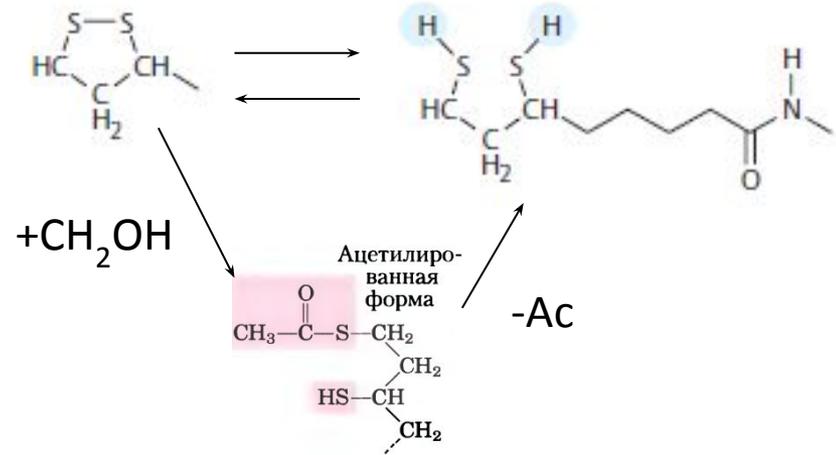
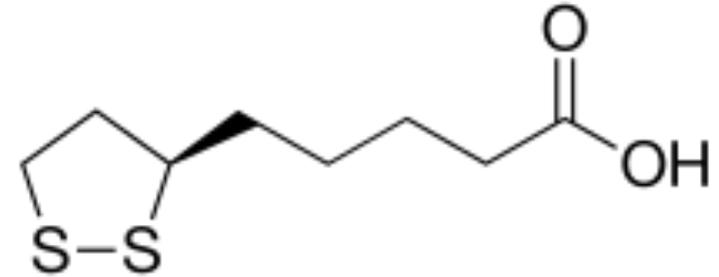
# Фумаратное дыхание

- Анаэробное дыхание
- Бактерии, имаго аскарид (с хорошо развитыми митохондриями)
- MQ вместо RQ
- Конечный акцептор электронов – фумарат через комплекс II

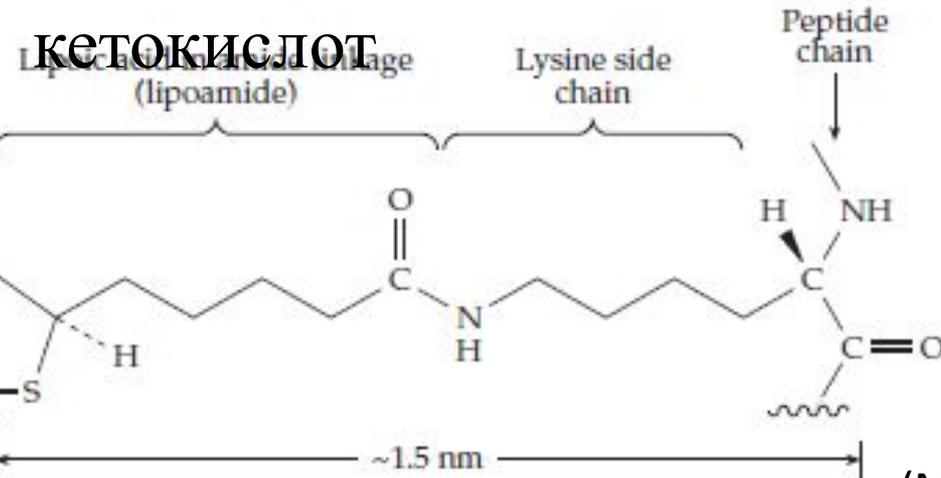


# Липоевая кислота

- Мы можем синтезировать из октановой (капроновой) кислоты и SAM
- бывший «Витамин N»
- ОВР в дегидрогеназных комплексах  $\alpha$ -кетокислот

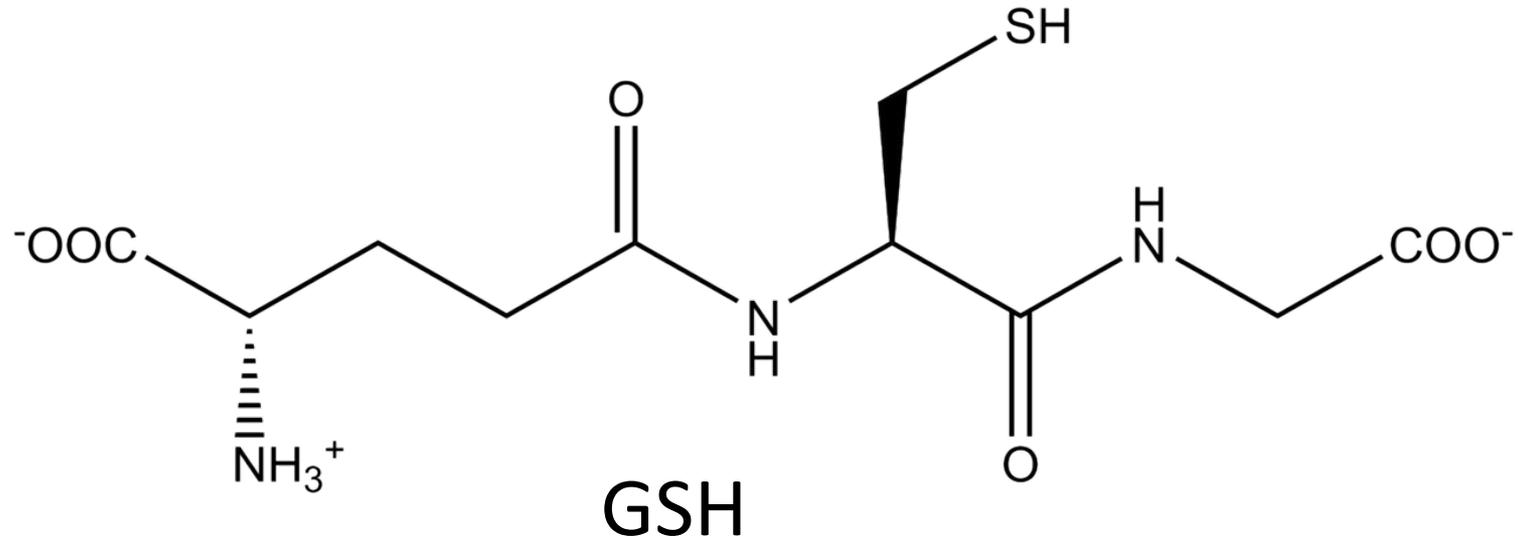


(Metzler, 2003, Ленинджер, 2014)



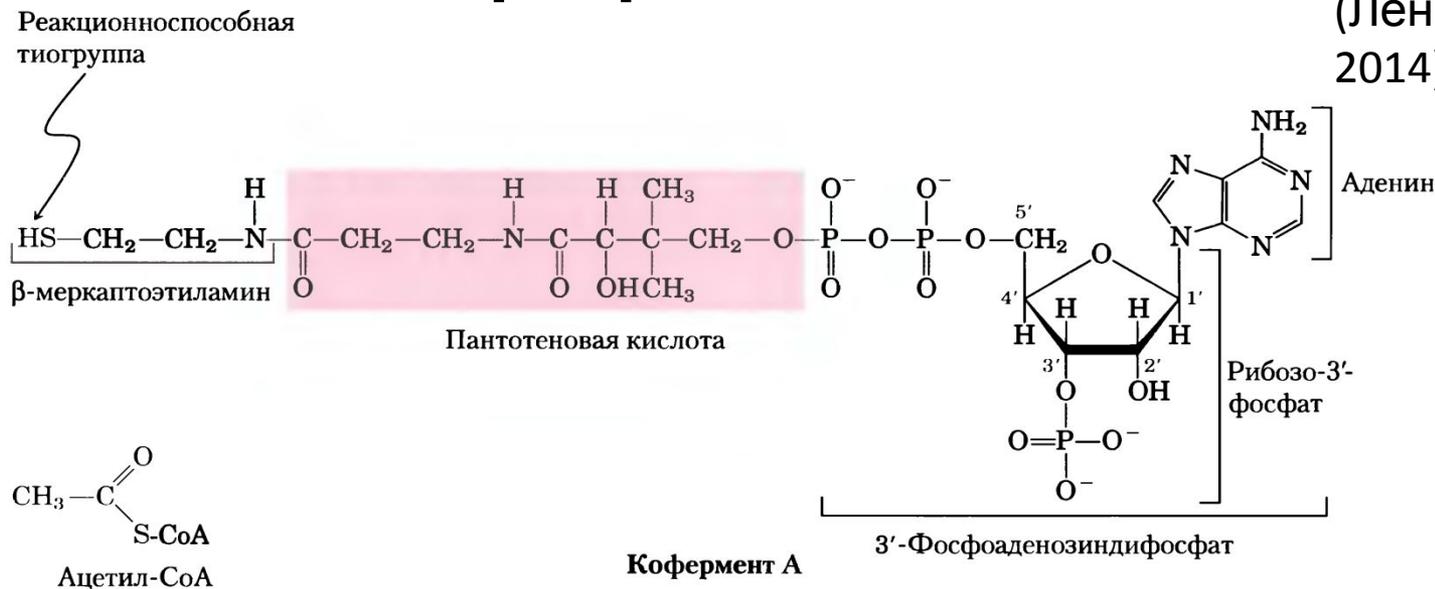
(Metzler, 2003)

# Глутатион похож на липоевую кислоту



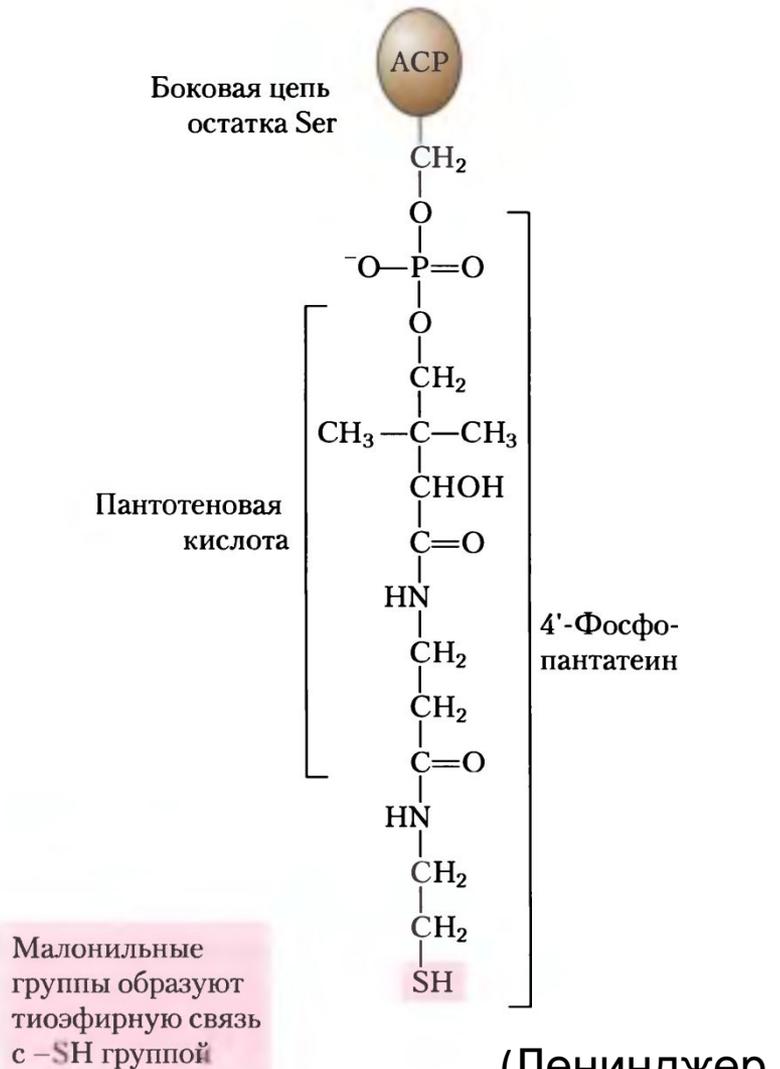
# Кофермент А (CoA)

(Ленинджер,  
2014)



- Перенос активированных остатков кислот
- Синтез: Cys+ АТР+ Пантотеновая кислота (Витамин В<sub>3</sub>): пантотеновая кислота (из Val) +  $\beta$ -Ala (из урацила)
- кофермент 4% всех известных ферментов

# Ацилпереносящий белок (АСР)

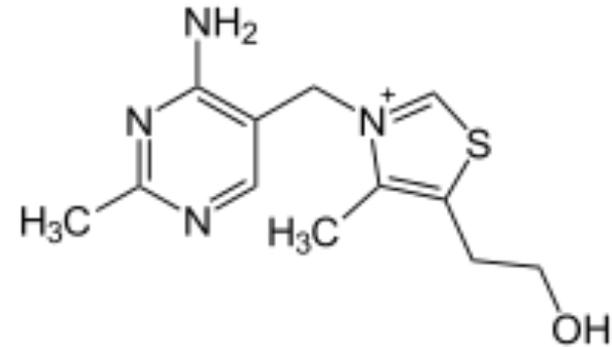


(Ленинджер, 2014)

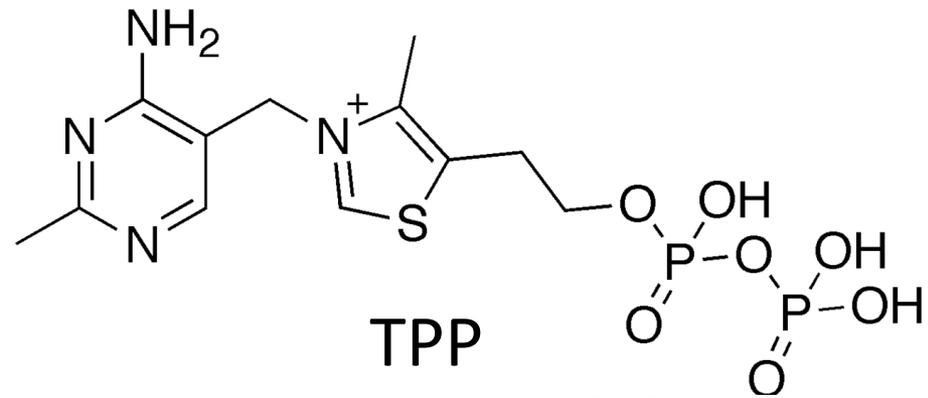
- Тоже содержит пантотеновую кислоту
- выполняет функции переноса остатков кислот в синтезе жирных кислот

# Тиамин (Витамин В<sub>1</sub>)

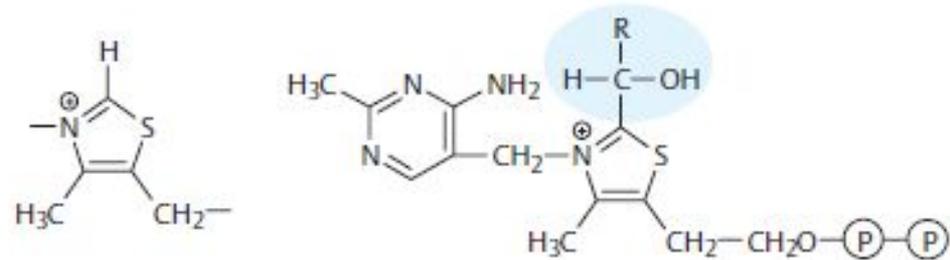
- Тиаминопирофосфат (TPP, TDP)
- Синтезируется у растений, бактерий из интермедиантов немеволанатного пути биосинтеза изопреноидов (из 3-ФГА) и IMP
- переносе гидроксильных групп ("активированных альдегидов"),
- Гиповитаминоз: бери-бери



тиами  
H



TPP



# Ферменты,

# содержащие ТРР

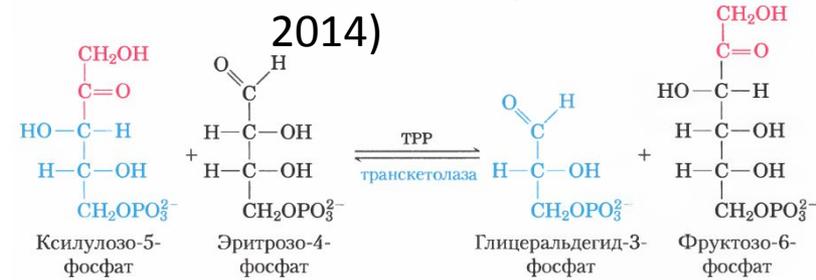
## 1. Неокислительные:

- Транскетолаза (метаболизм пентоз в ПФШ, фотосинтезе)
- Пируват декарбоксилаза (спиртовое брожение)
- Индолпируват декарбоксилаза (синтез ИУК)
- Бензилформиат декарбоксилаза (утилизация бензоата у бактерий)
- Глиоксилат карболиаза (конденсация глиоксилатов)
- Ацетолакатат синтаза (синтез Val, Leu)
- 1-дезоксид-D-ксилулозо 5-фосфат синтаза (мевалонат-независимый путь синтеза изопреноидов)
- Фосфокетолаза (формирование высокоэнергетического ацетилфосфата)

## 2. Окислительное декарбоксилирование:

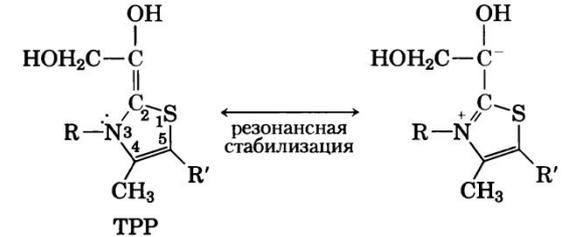
- Дегидрогеназные комплексы α-кетокислот
- Пируват оксидаза (брожение бактерий)
- Пируват:ферридоксин оксидоредуктаза
- Индолпируват:ферридоксин оксидоредуктаза

(Ленинджер, 2014)



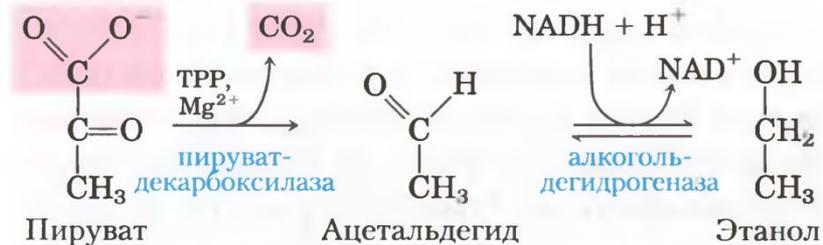
*a*

Транскетолаза



транскетола

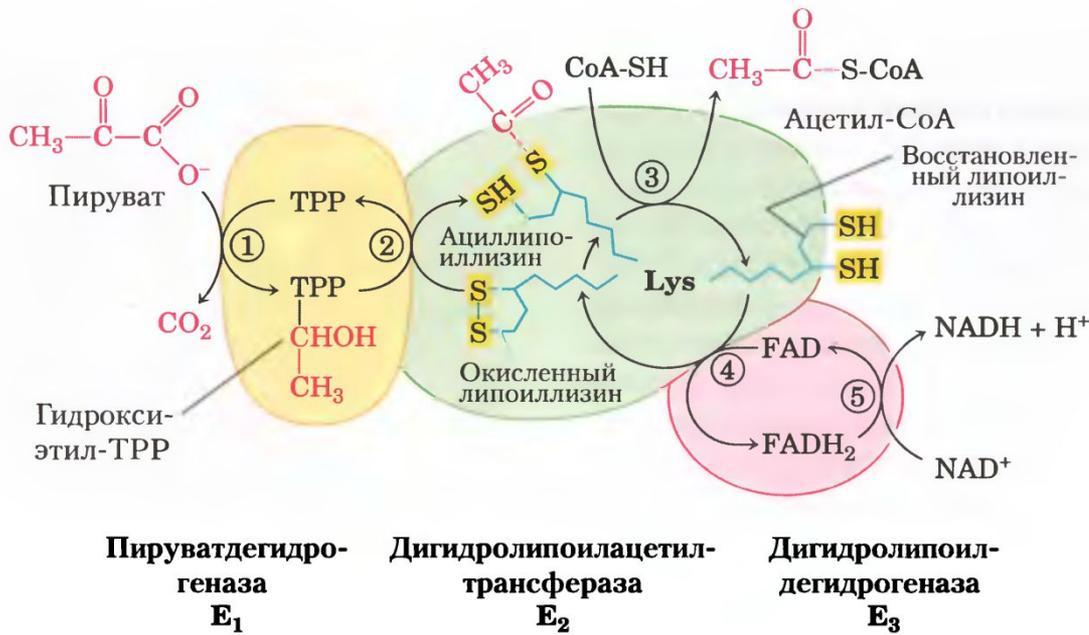
за



пируватдекарбоксила

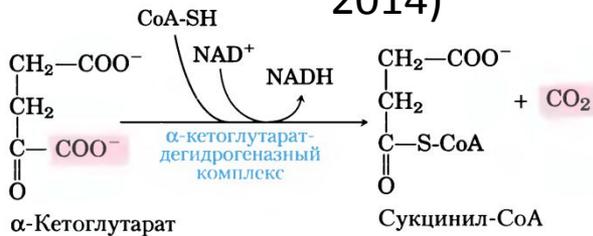
за

# Дегидрогеназный комплекс α-кетокислот

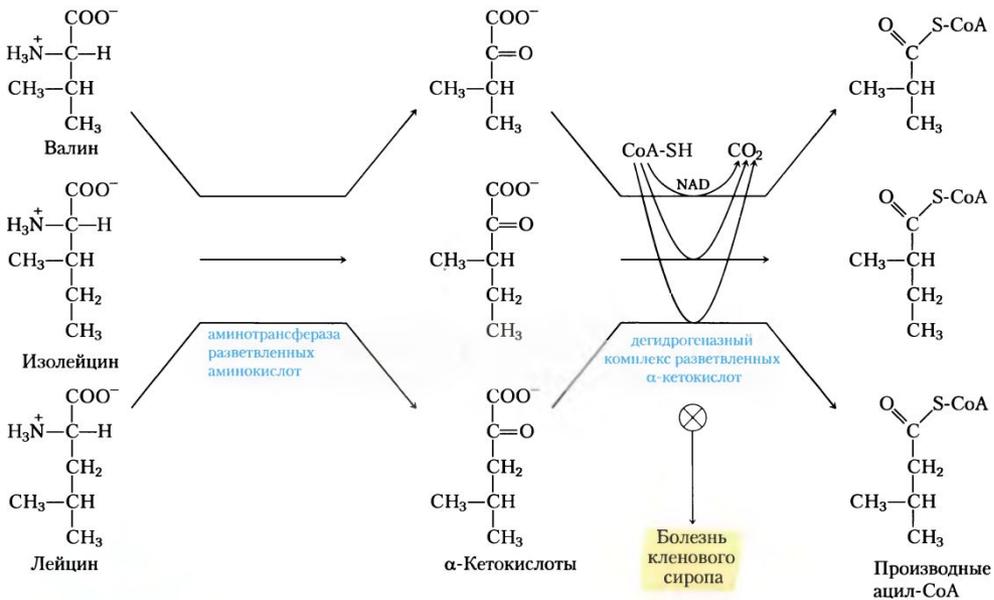


пируватдегидрогеназный комплекс  
 переход от гликолиза к АсСоА

(Ленинджер, 2014)

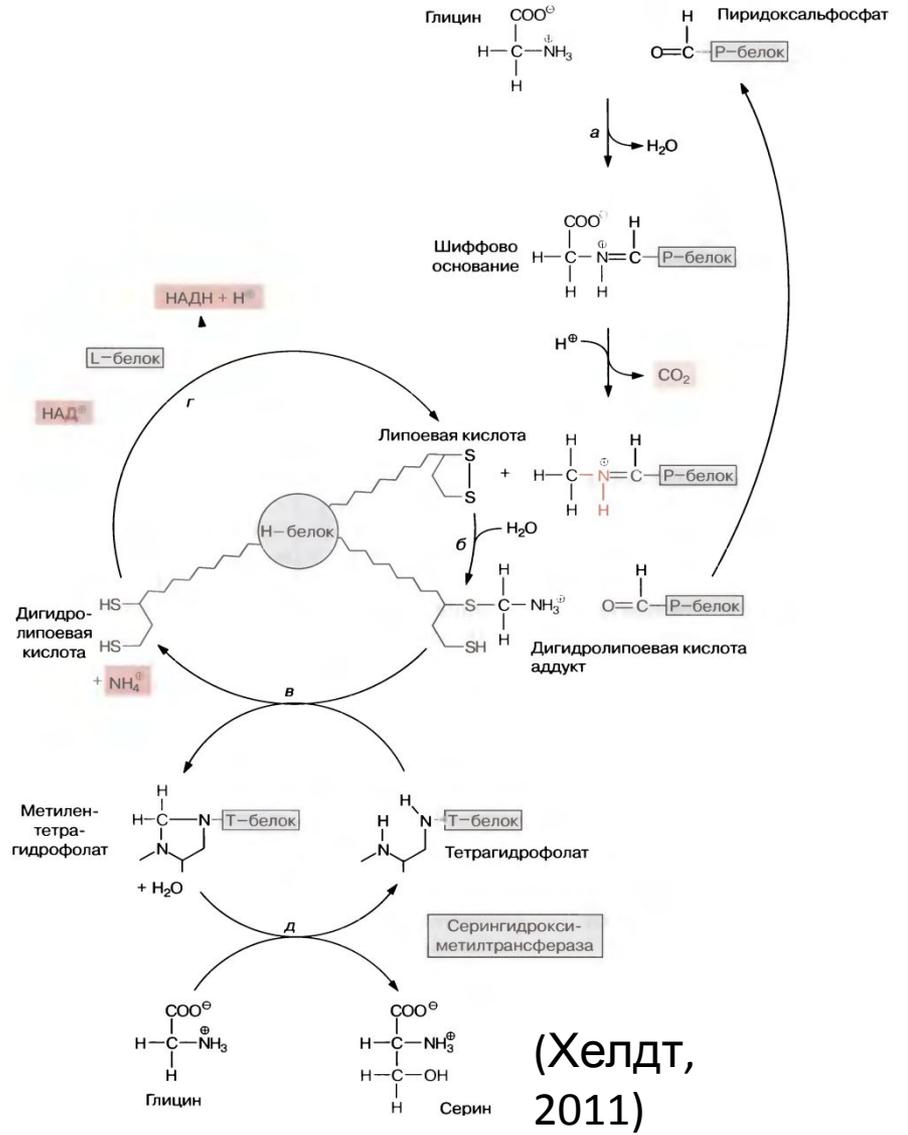


α-кетоглутаратдегидрогеназный комплекс  
 цикл Кребса



дегидрогеназа  
 разветвленных аминокислот  
 катаболизм углеродного  
 скелета аминокислот  
 Мутации: болезнь кленового  
 сиропа

(Ленинджер,  
 2014)

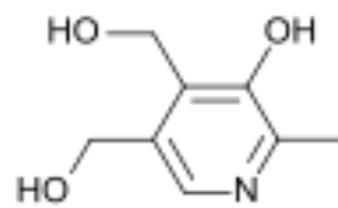
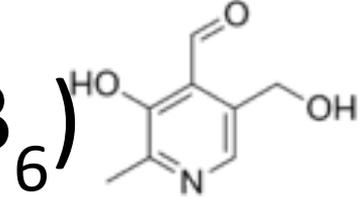


серингидрокси-метилтрансферазный  
 комплекс:

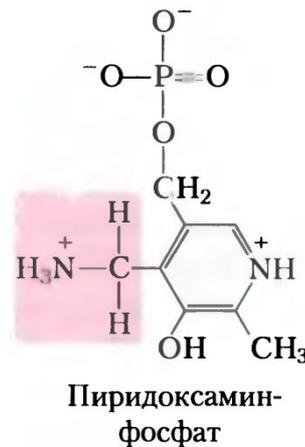
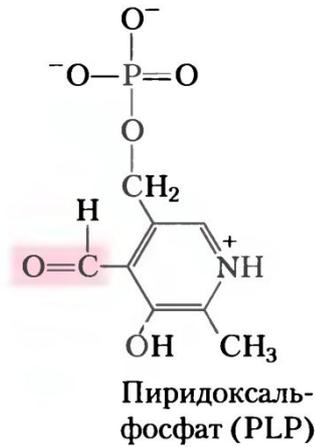
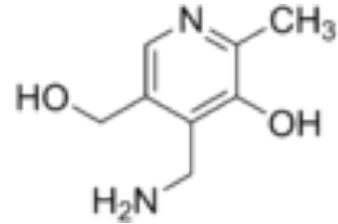


# Пиридоксаль (Витамин В<sub>6</sub>)

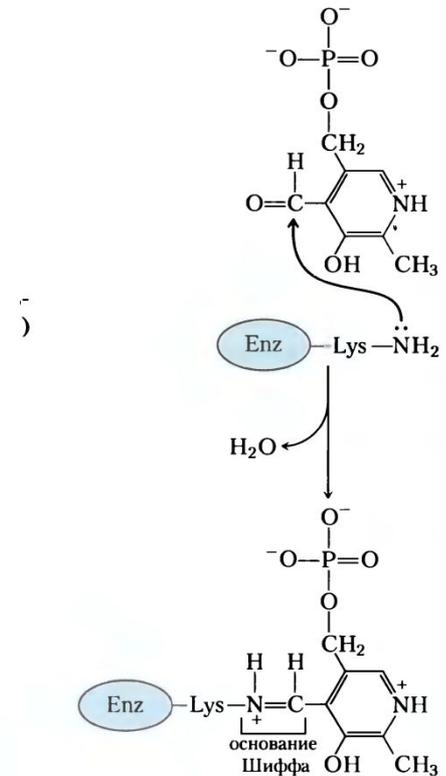
- Витамин В<sub>6</sub> : Пиридоксаль, пиридоксин, пиридоксамин
- Синтезируется из интермедиатов немеволанатного пути биосинтеза изопреноидов (из 3-ФГА)
- Пиридоксальфосфат (PLP)
- Образует Шиффово основание с аминогруппой субстрата
- «Биохимический станок аминокислоты»



Витамин В<sub>6</sub>

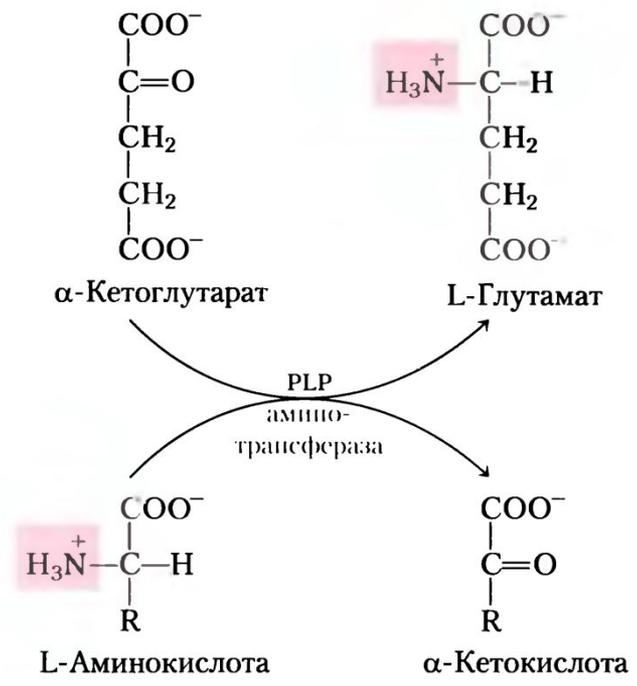


*a* (Ленинджер,



*б*

- удаление  $\alpha$ -атома  $H^+$  (Ленинджер, 2004)
  - рацемизация (D-аминокислоты для пептидогликана)
  - циклизация (SAM  $\rightarrow$  этилен)
  - перенос аминогрупп
- $\beta$ -элиминирование или замена
  - дезаминирование
  - тирозин фенол лиаза/синтаза
  - триптофан индол лиаза/синтаза
  - цистеин  $\beta$ -лиаза/синаза
  - синтез РНК-SeCys интермендиатов
- Декарбоксилирование
  - амиды
  - ГАМК
- Удаление или перемещения R
- Реакции с кетимиными интермедиатами
- Гликоген фосфорилаза (кислотный катализ фосфатом)
- НАОБОРОТ пиридоксиаминфосфат: с кетогруппой 3,6-дидезоксигексозы (бактериальная клеточная стенка)



трансаминирование  
 аминотрансферазами  
 (Браунштейн, Крицман,

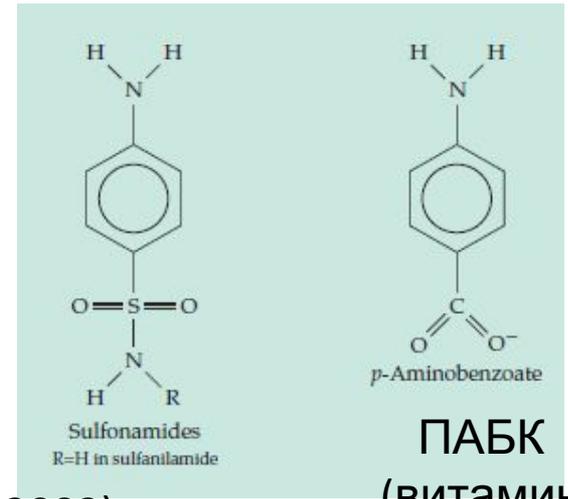




# Фолиевая кислота (Витамин

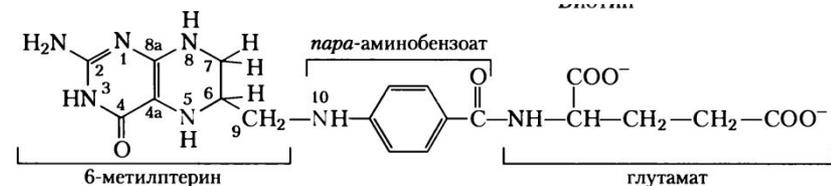
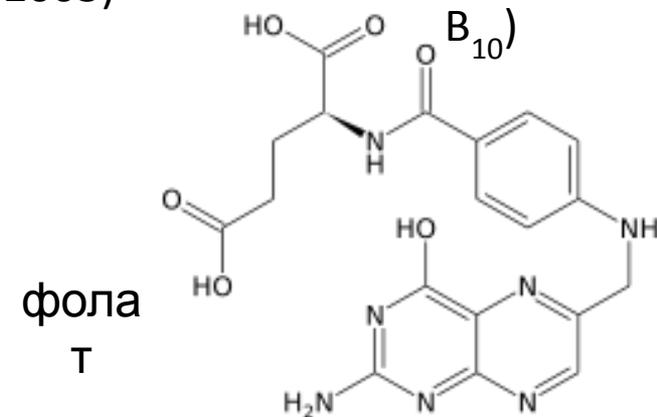
$B_9$ )

- Птерин: молибдоптерин, метаноптерин, кофермент ДНК-фотолиаз, пигменты беспозвоночных (глаза дрозофил)
- Фолиевая кислота: птерин (из ГМФ, родственники FAD), аминобензоат (из ПАБК в Шокиматном пути), Glu
- тетрагидрофолиевая кислота (ТГФ, THF)
- перенос  $CHO$ ,  $CH_2OH$  и  $CH_3$  фрагментов
- Гиповитаминоз: нарушение эритропоэза
- Бактерии: подавляется сульфаниламидными препаратами



(Metzler, 2003)

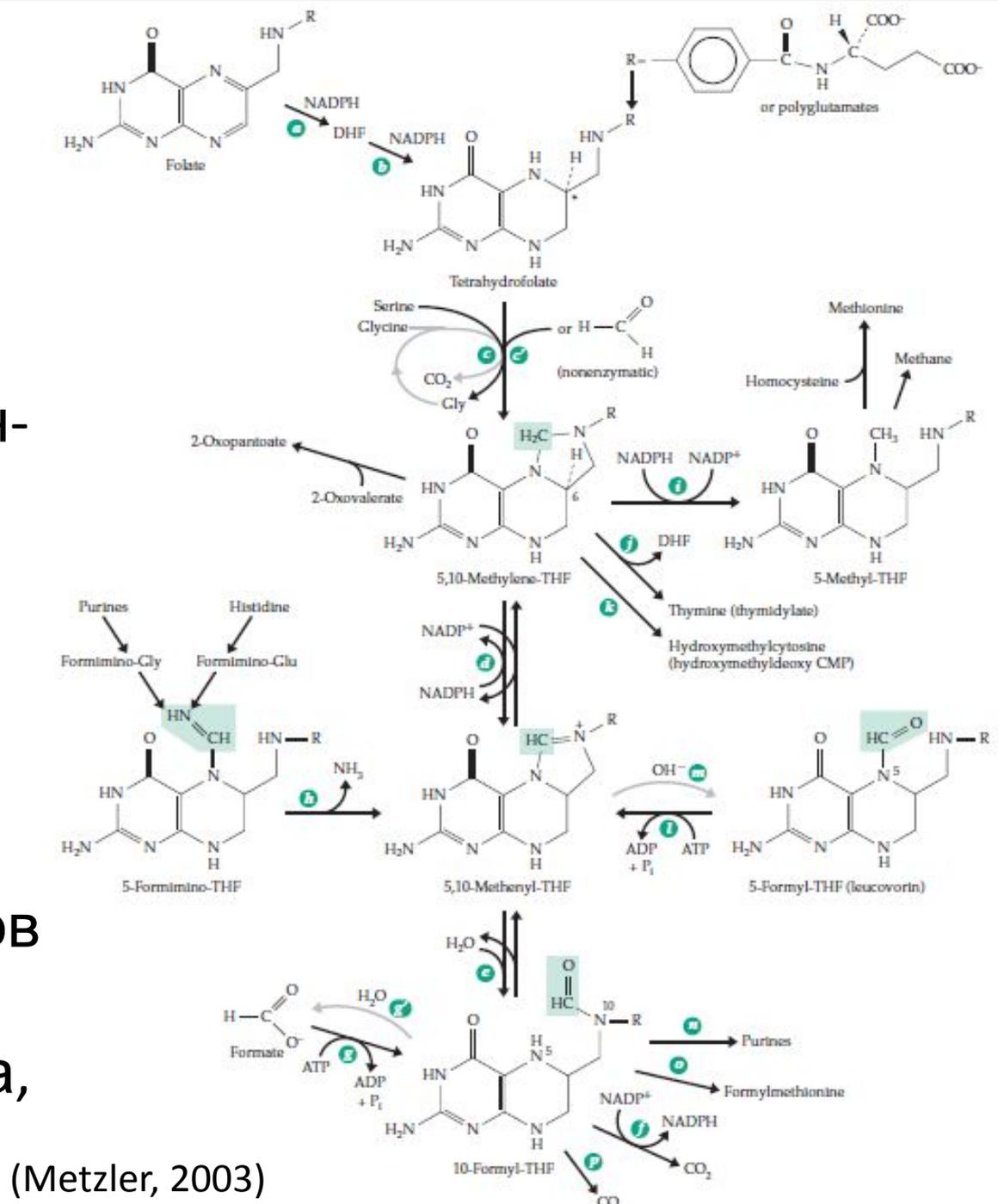
(ВИТАМИН



(Ленинджер,

Тетрагидрофолат (H<sub>4</sub>-фолат)

- Ser – основной донор
- Глицин декарбоксилаза (синтез глицина из  $\text{CO}_2$ ,  $\text{NH}_4^+$  и метилентГФФ)
- утилизация формиата, включение его в биосинтез
- Катаболизм His
- Катаболизм пуринов
- Синтез тимидина, оксиметилцитозина, 2-оксопантоата
- Метилщипная группа

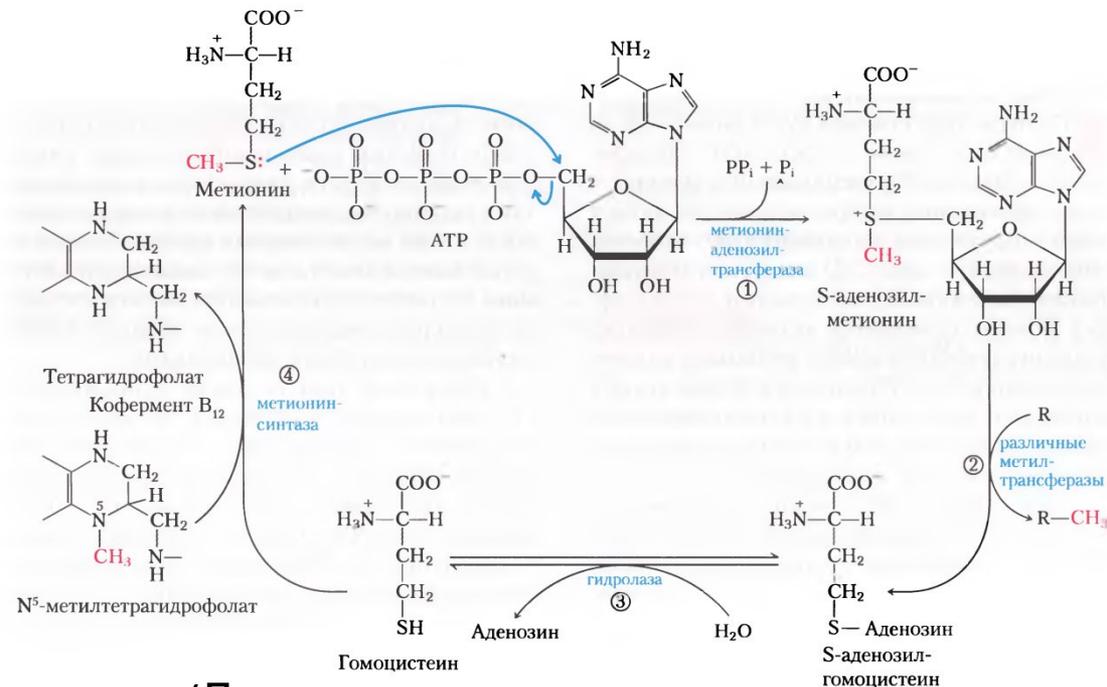


(Metzler, 2003)

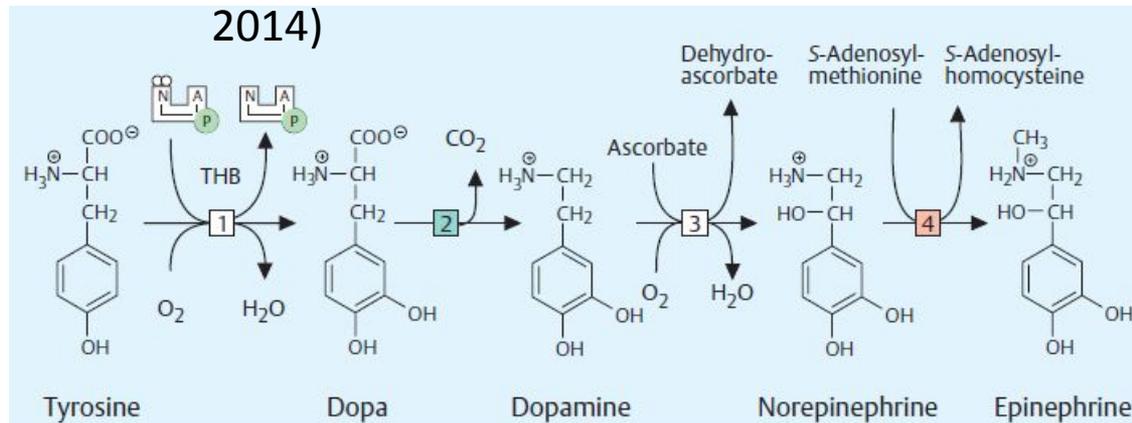
# S-аденозил-Met (SAM, AdoMet)

- Синтез: ADP-рибозилирование Met
- Met – витамин U
- Перенос «активированной CH<sub>3</sub>-группы»:
  - метилирование ДНК
  - метилирование белков
  - синтез полиаминов
  - ....
- СИНТЕЗ ЭТИЛЕНА

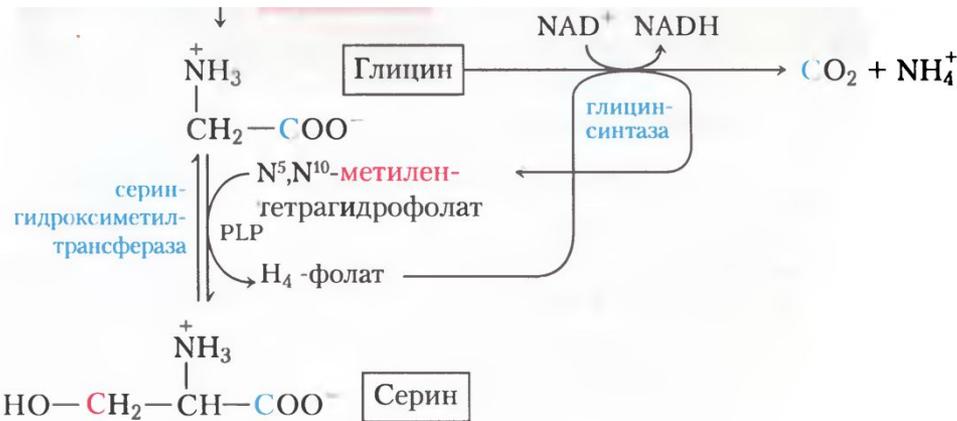
(Kolman, Rohm, 2005)



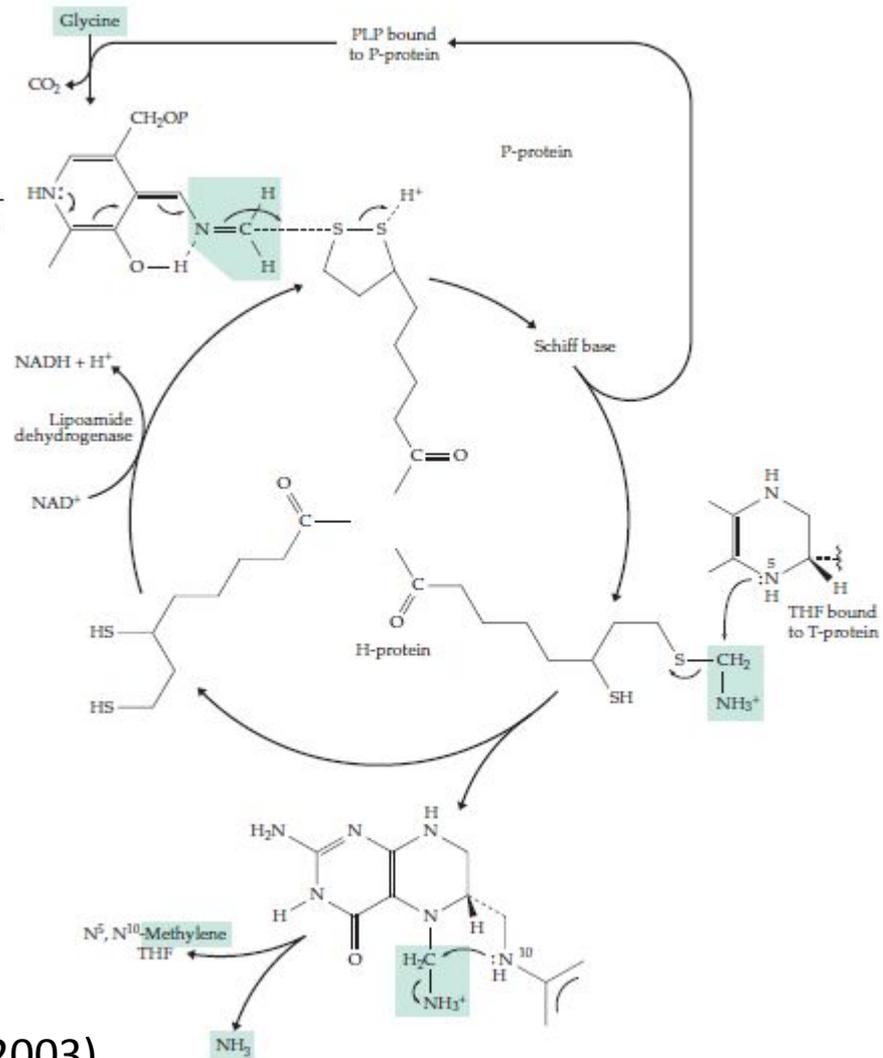
(Ленинджер, 2014)



# Связь глицина и серина



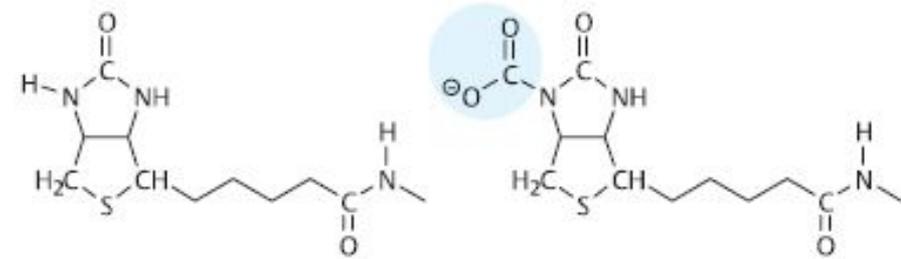
(Ленинджер, 2014)



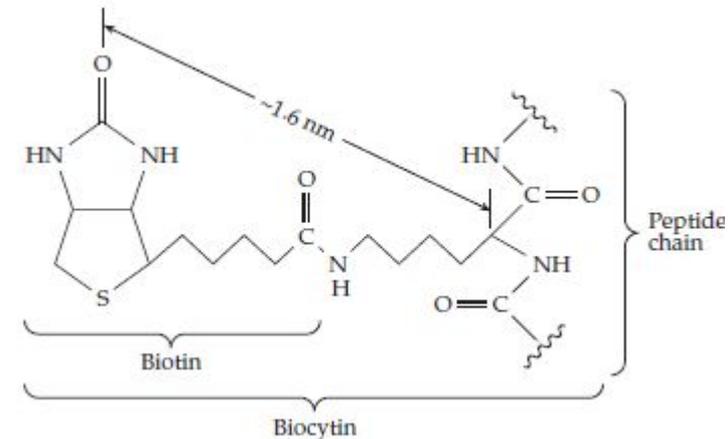
(Metzler, 2003)

# Биотин (витамин В<sub>7</sub>, H, coR)

- Синтезируется из аланина и пименоил-СоА (7-карбоксигептаноил-СоА) микрофлорой кишечника
- АТФ-зависимый перенос CO<sub>2</sub> в органических соединениях
- Хорошо связывается с авидином (белок куриного яйца). Так что при употреблении большого числа сырых куриных яиц может наступить гиповитаминоз. Также со стрептавидином
- β-карбоксилирование HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>:
  - Пируват карбоксилаза (глюконеогенез)
  - Оксалоацетат декарбоксилаза
  - Ацетил-СоА карбоксилаза
  - Пропионил-СоА карбоксилаза/ (окисление нечетных ЖК)
  - метилмалонил декарбоксилаза
  - β-метилкротонил-СоА -карбоксилаза (катаболизм Leu)
- Карбомаилфосфат синтетаза (мочевина)
- Биотин-содержащие Na-насосы бактерий

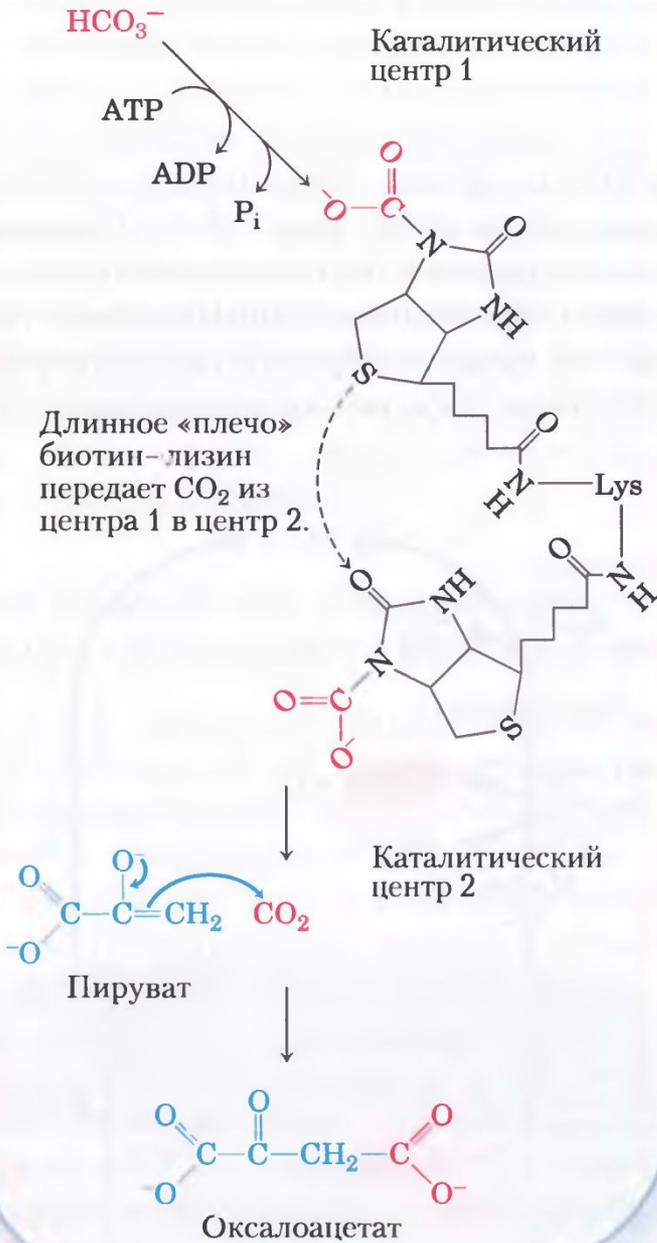


(Kolman, Rohm, 2005)

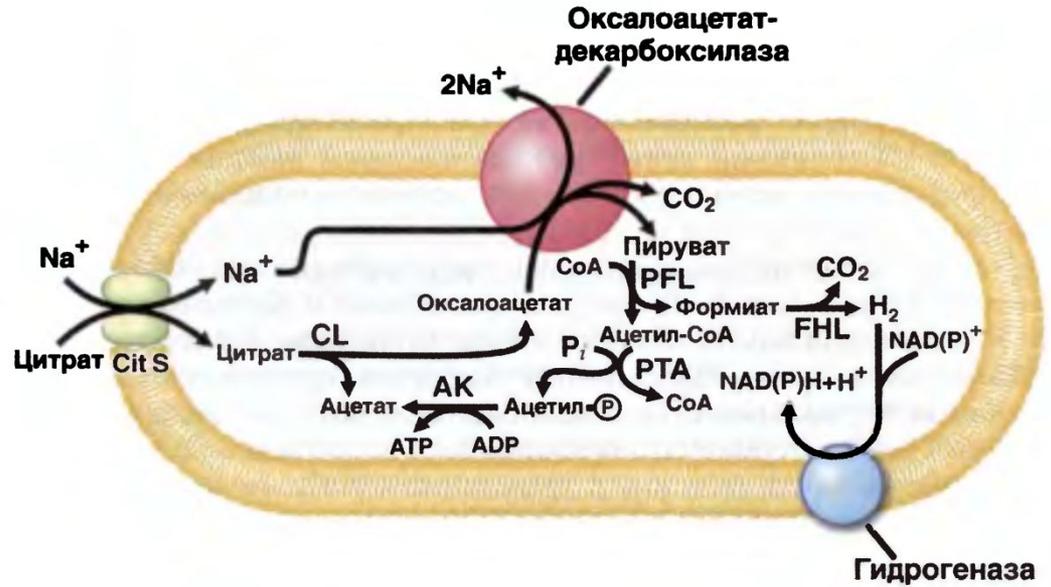


(Ленинджер,  
2014)

# Пируваткарбоксилаза



(Ленинджер,



(Скулачев и др.,  
2010)

# Кобаламин (Витамин В<sub>12</sub>)

- Коррин (Gly + SucCoA, как порфирин) + Co
- Полностью отсутствует в растительной пище
- Восстановление: рибонуклеотиды – дезоксирибонуклеотиды (бактерии)
- Радикальные реакции: внутримолекулярной изомеризации:
  - метилмалонил-CoA –мутаза (катаболизм ЖК)
  - изобутирил -CoA –мутаза (синтез антибиотиков у бактерий)
  - гидролиазы (интермедиат – диол)
  - аммонийлиазы
  - лейцинаминомутаза ( $\alpha$ -Leu  $\rightarrow$   $\beta$ -Leu)
- Радикальный еренос CH<sub>3</sub> группы с SAM на гомоцистеин с образованием метионина
- Гиповитаминоз: пернициозная

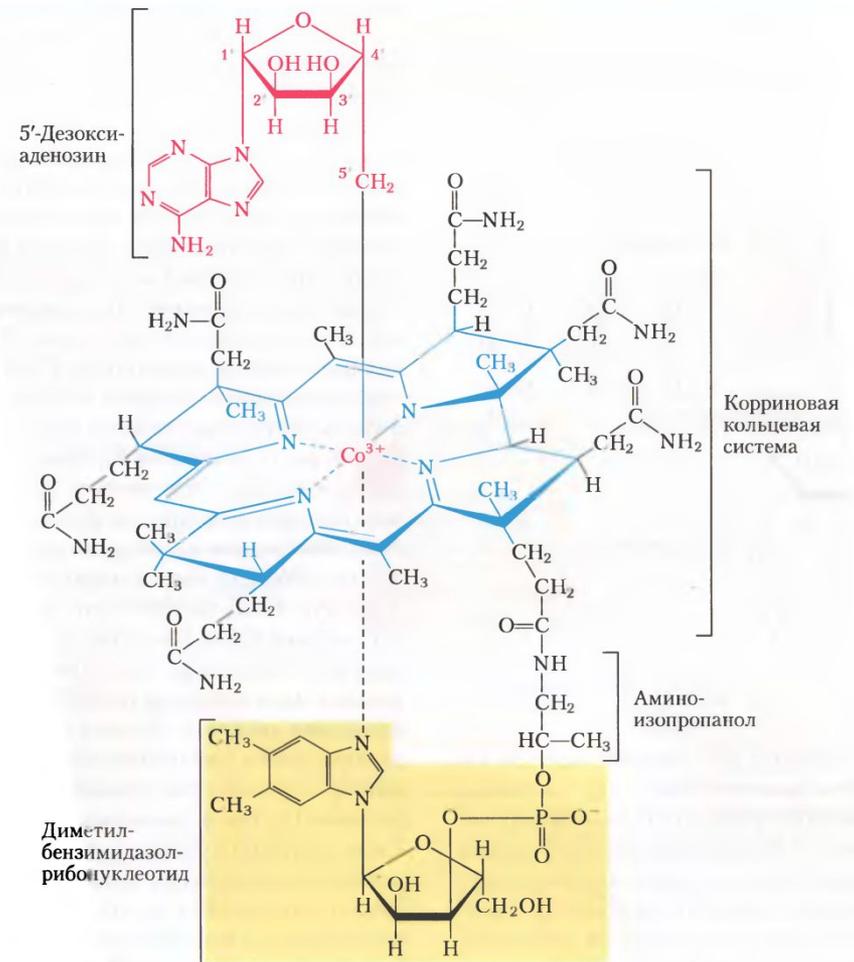


Рис. 1.

(Ленинджер,

(Ленинджер, 2014)

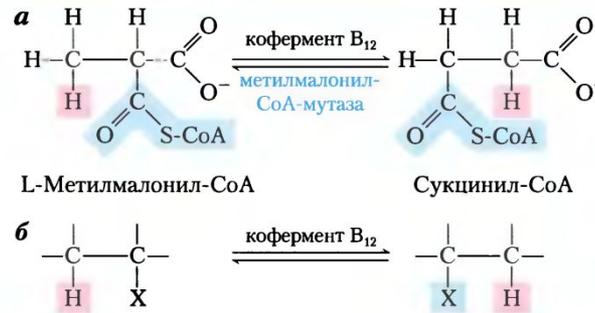
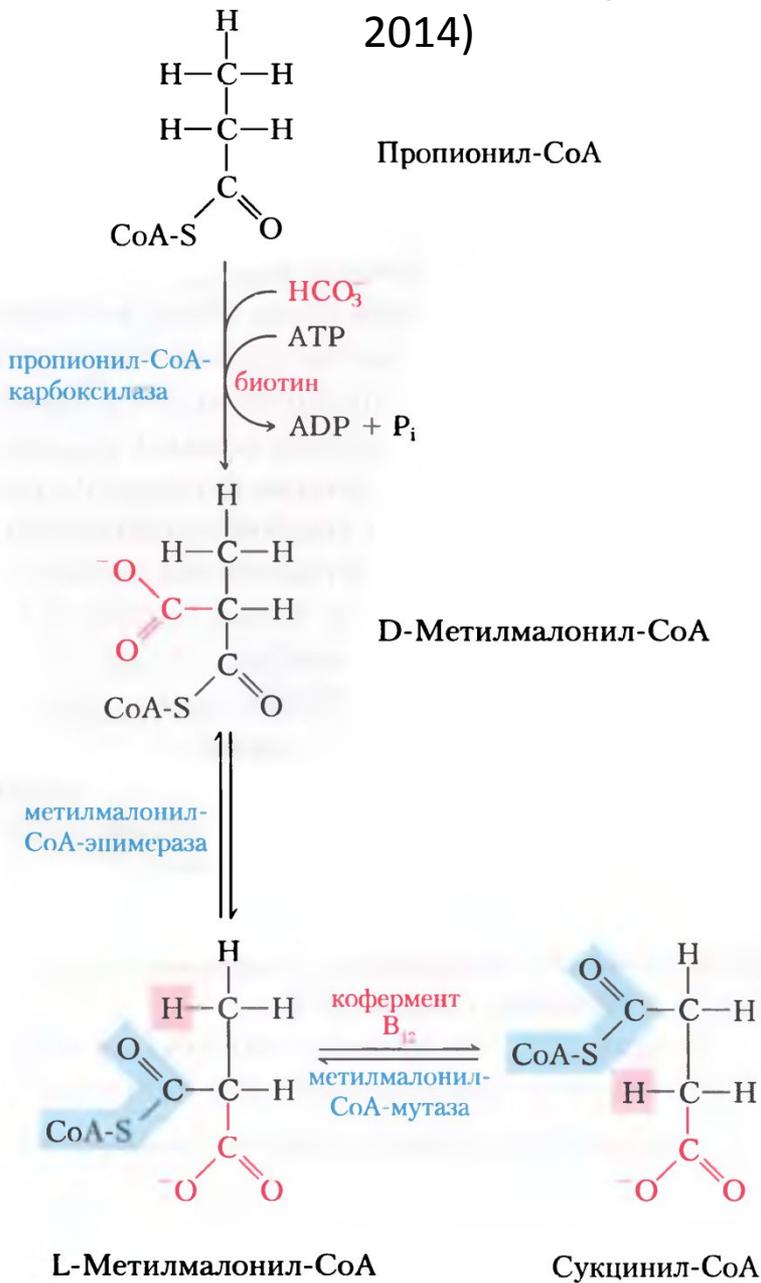
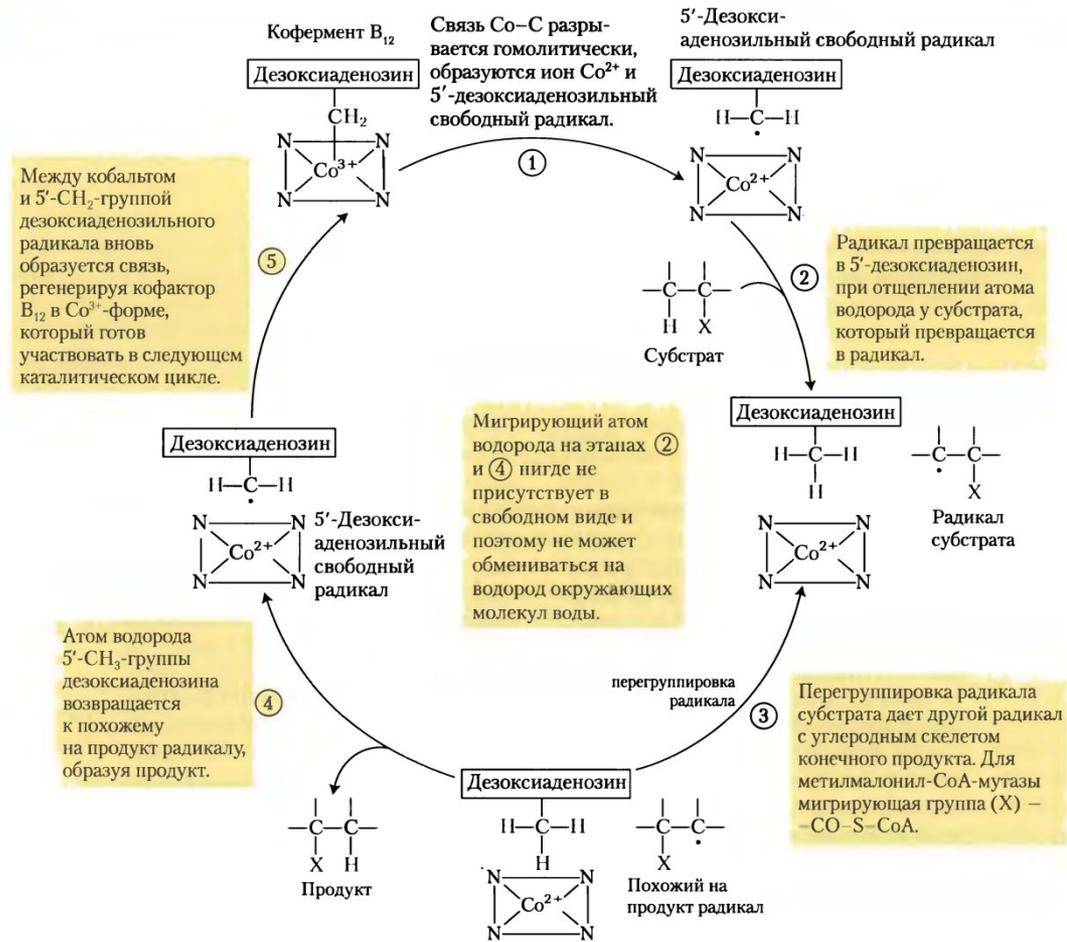
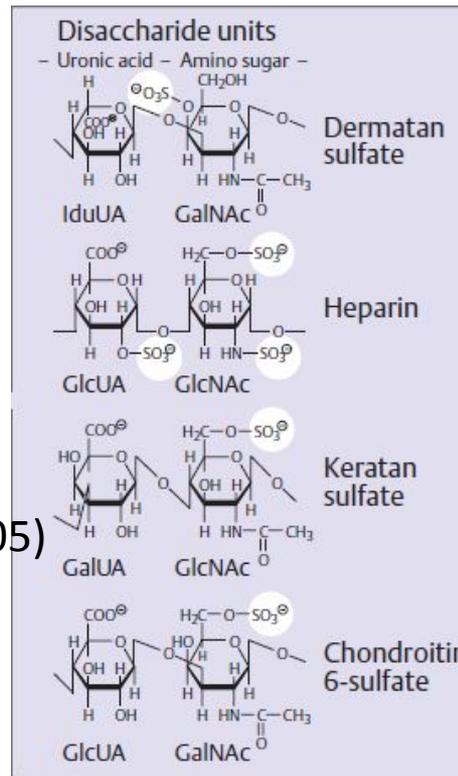


Рис. 1.

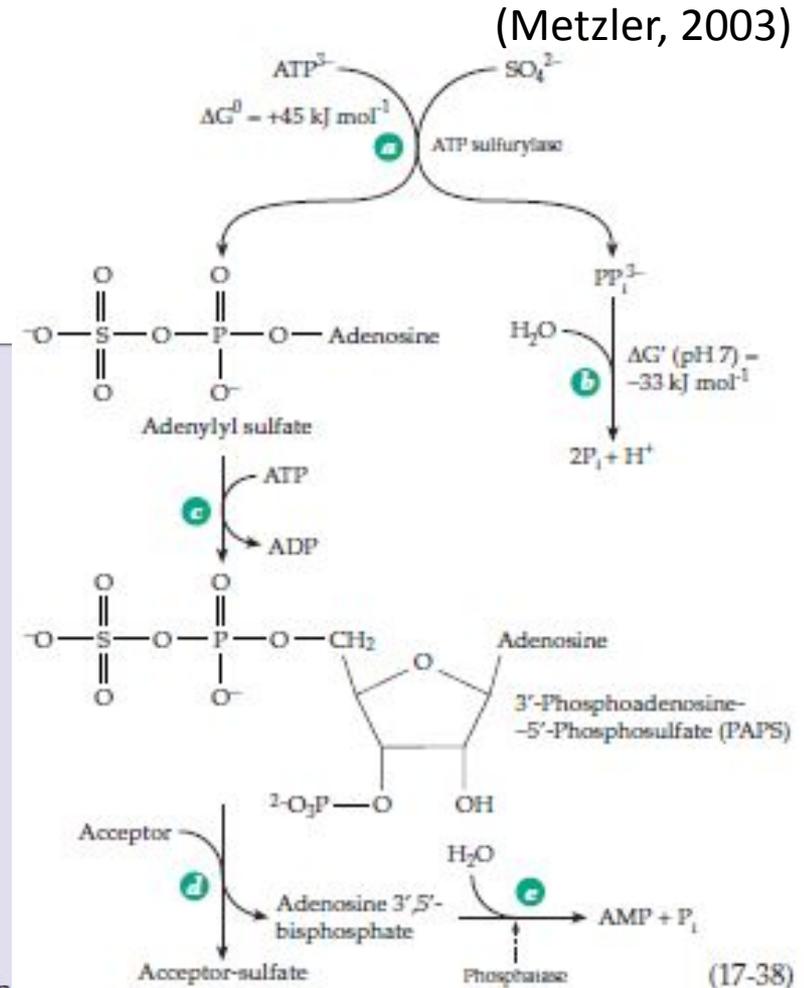


# 5'-Фосфоаденозин-3'- фосфосульфат (PAPS, ФАФС)

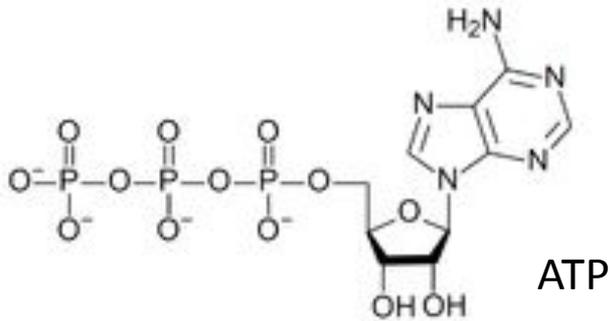
- «Активированный сульфат»
- Не витамин
- глюкозаминогликаны, ксенобиотики



(Kolman, Rohm, 2005)



# NTP



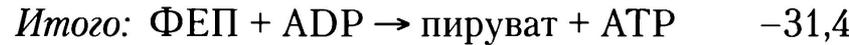
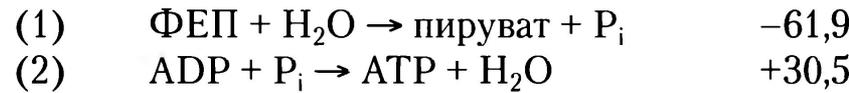
- Сопряжение выгодного распада с невыгодной реакцией
- Не витамины

**УТР:** активация сахаров (гликоген, изомеризация Gal в Glc)

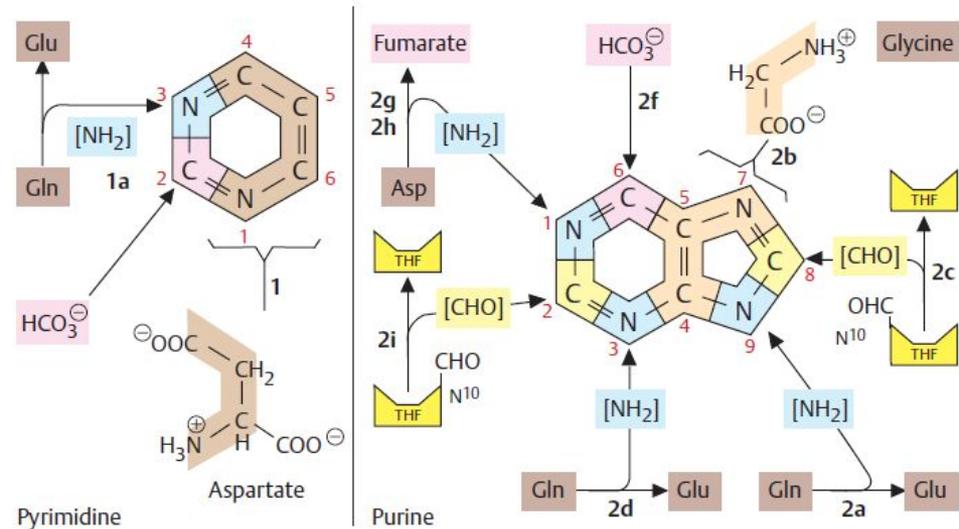
**СТР:** активация фосфолипидов и вторичных метаболитов, гликозилирование белков

**ГТР:** биосинтез белка, цитоскелет, сигналинг G-белков

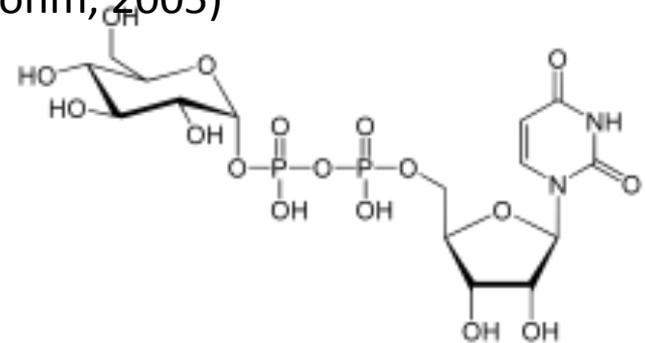
(Ленинджер, 2014)



$\Delta G^\circ$ , (кДж/моль)



(Kolman, Rohm, 2005)



(Скулачев и др.,  
2010)

# Коферменты метаногенных архей

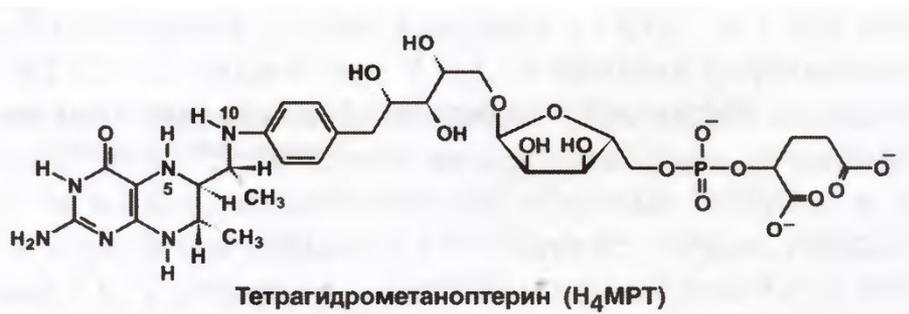
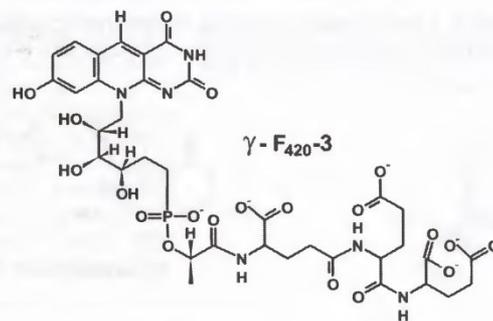
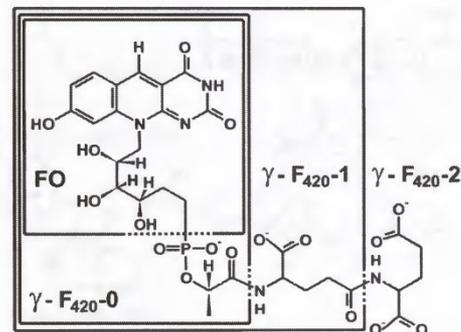


Рисунок 9. Тетрагидрофолат и тетрагидрометанооптерин (метаногенные археи)

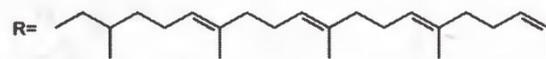
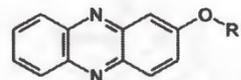


Рисунок 10. Структурные формулы метил-кофермента М, кофермента В и CoM-S-S-CoB гетеродисульфида (метаногенные археи)

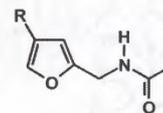
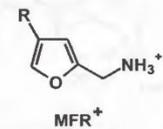
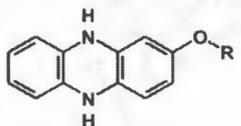


та F<sub>420</sub>

**МЕТАНОФЕНАЗИН**



**ДИГИДРОМЕТАНОФЕНАЗИН**



# ИСТОЧНИКИ

- Koolman J. Color atlas of biochemistry. – Koolman J., Klaus-Heinrich Roehm 2d edition, Stuttgart : Thieme, 2005. – 467 pp.
- Metzler D. E. Biochemistry. The chemical reaction of Living cell/ Volumes 1 and 2, Second Edition – Elsevier, 2003 – 1773 pp.
- Ленинджер. Нельсон Д. Основы биохимии Ленинджера: в 3 т. Т. 2/ Д. Нельсон, М. Кокс; пер. с англ. – М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2014
- Скулачев В.П., Богачев А.В., Каспаринский Ф.О. Мембранная биоэнергетика: Учебное пособие. — М.: Издательство Московского университета, 2010 — 358 с.
- Хелдт Г.-В. Биохимия растений/ Г.-В. Хелдт ; пер. с англ. — 2-е изд. (эл.). — М. : БИНОМ. Лаборатория знаний, 2011.— 471 с. : ил. — (Лучший зарубежный учебник).
- Семинары по биохимии на кафедре биохимии Биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, 2015-2018 года
- <https://en.wikipedia.org>
- <https://ru.wikipedia.org/wiki/Витамины>
- <https://upload.wikimedia.org>
- Все неподписанные изображения формул: с <https://upload.wikimedia.org>