

Kolektív autorov

Biochémia

Nitra 2024

Názov: Biochémia

Autori: **doc. RNDr. Dana Urminská, CSc.** (AH 6,49)
Slovenská poľnohospodárska univerzita v Nitre
Fakulta biotechnológie a potravinárstva, Ústav biotechnológie
prof. Ing. Ivan Michalík, DrSc. (AH 7,16)
prof. RNDr. Zdenka Gálová, CSc. (AH 6,35)
Slovenská poľnohospodárska univerzita v Nitre
Fakulta biotechnológie a potravinárstva, Ústav biotechnológie
doc. Mgr. Želmíra Balážová, PhD. (AH 1,71)
Slovenská poľnohospodárska univerzita v Nitre
Fakulta biotechnológie a potravinárstva, Ústav biotechnológie
Ing. Eva Szabová, PhD. (AH 1,65)

Recenzentky: **prof. RNDr. Klaudia Jomová, PhD.**
Univerzita Konštantína Filozofa v Nitre
prof. RNDr. Alena Vollmannová, PhD.
Slovenská poľnohospodárska univerzita v Nitre

Schválila rektorka Slovenskej poľnohospodárskej univerzity v Nitre dňa 11. 7. 2024
ako vysokoškolskú učebnicu pre študentov SPU v Nitre.

© Dana Urminská, Ivan Michalík, Zdenka Gálová, Želmíra Balážová, Eva Szabová

ISBN 978-80-552-2757-3

Obsah

Predhovor	8
1. kapitola Úvod do štúdia biochémie	9
2. kapitola Organizácia a látkové zloženie biologických systémov	13
2.1 Látkové zloženie, organizácia a vlastnosti živých organizmov	13
2.1.1 Charakteristika základných vlastností živých systémov	13
2.1.1.1 Hierarchický systém a účelná organizovanosť procesov	14
2.1.1.2 Jednoduchosť stavebných látok a princíp univerzálnosti molekúl	17
2.1.1.3 Schopnosť látkového metabolizmu a výmeny látok medzi živým systémom a okolitým prostredím	20
2.1.1.4 Identická reprodukcia	21
2.2 Charakteristika bunkových štruktúr	21
2.3 Potreba a premena energie	25
3. kapitola Enzymy a biologická katalýza	27
3.1 Biologický význam enzýmov a enzýmovej katalýzy	27
3.2 Chemická stavba enzýmov	28
3.3 Mechanizmus enzýmovej katalýzy a kinetika enzýmových reakcií	28
3.4 Jednotky enzýmovej aktivity	33
3.5 Názvoslovie a klasifikácia enzýmov	33
3.6 Charakteristika jednotlivých tried enzýmov	33
3.7 Faktory enzýmových reakcií a spôsoby regulácie enzýmovej aktivity	39
3.8 Kofaktory, ich chemická stavba a vlastnosti	43
3.8.1 Kofaktory oxidoreduktáz	43
3.8.2 Kofaktory transferáz	47
3.8.3 Kofaktory lyáz	48
3.8.4 Kofaktory izomeráz	48
3.9 Vitamíny ako kofaktory, charakteristika a klasifikácia	48
3.9.1 Vitamíny rozpustné vo vode (hydrofilné)	49
3.9.2 Vitamíny rozpustné v tukoch (lipofilné)	53
3.10 Vitamínom podobné látky	55
4. kapitola Biochémia fotosyntézy	57
4.1 Biologický a ekologický význam fotosyntézy	57
4.2 Z histórie fotosyntézy	58
4.3 Bunková lokalizácia a organizácia fotosyntetického aparátu	59
4.4 Charakteristika rastlinných pigmentov a prenášačov elektrónov	60
4.5 Fotochemické reakcie	64
4.5.1 Biofyzikálna podstata fotochemických reakcií	66
4.5.2 Fotosyntetická fosforylácia	68
4.5.2.1 Cyklická fotofosforylácia	68
4.5.2.2 Necyklická fotofosforylácia	69
4.6 Chemiosmotická teória transformácie svetelnej energie	74

4.6.1	Energetická bilancia transformácie svetelnej energie	77
4.7	Chemosyntetické procesy	77
4.7.1	Asimilácia CO ₂ v C ₃ -type rastlín (Calvinov cyklus)	78
4.7.1.1	Karboxylácia akceptora CO ₂	79
4.7.1.2	Redukcia primárneho produktu asimilácie CO ₂	80
4.7.1.3	Regenerácia akceptora CO ₂	81
4.7.2	Fotorespirácia	84
4.7.3	Asimilácia CO ₂ v C ₄ -type rastlín (Hatchov-Slackov cyklus)	87
4.7.4	CAM typ fotosyntézy	90
5.	kapitola Biochémia bunkového dýchania a biologická oxidácia organických látok	91
5.1	Biologický význam disimilačných procesov	91
5.2	Anaeróbna fáza disimilácie	92
5.2.1	Glykolytická metabolická dráha oxidácie sacharidov	92
5.2.1.1	Reakcie glykolýzy	94
5.2.1.2	Reakcie substrátovej fosforylácie v glykolýze	97
5.2.1.3	Energetická bilancia glykolýzy	98
5.2.1.4	Regulácia glykolýzy	98
5.2.2	Kvasenia	98
5.2.2.1	Mliečne kvasenie	99
5.2.2.2	Alkoholové kvasenie	99
5.3	Aeróbny metabolizmus sacharidov	100
5.3.1	Biosyntéza acetylkoenzýmu A	100
5.3.1.1	Enzymový komplex pyruvátdehydrogenázy	101
5.3.1.2	Energetická bilancia oxidačnej biosyntézy acetyl-KoA	102
5.3.2	Krebsov cyklus – cyklus kyseliny citrónovej	103
5.3.2.1	Energetická bilancia Krebsovho cyklu	107
5.3.2.2	Regulácia Krebsovho cyklu	107
5.4	Ďalšie metabolické dráhy oxidácie sacharidov	108
5.4.1	Glyoxylátový cyklus	108
5.4.2	Pentózový cyklus, pentózafosfátový cyklus alebo hexózamonomofosfátový cyklus	110
5.5	Oxidačná fosforylácia	114
5.5.1	Regulácia a inhibítory oxidačnej fosforylácie	118
6.	kapitola Syntéza a metabolizmus sacharidov	119
6.1	Chemická štruktúra, biologický význam a vlastnosti sacharidov a polysacharidov ..	119
6.1.1	Monosacharidy	119
6.1.2	Disacharidy a trisacharidy	121
6.1.3	Polysacharidy	122
6.2	Syntéza sacharózy v rastlinách	125
6.3	Syntéza zásobných polysacharidov (glykogén, škrob, celulóza)	126
6.3.1	Syntéza glykogénu, glykogenéza	126
6.3.1.1	Regulácia metabolizmu glykogénu v živočíchoch	128
6.3.2	Syntéza škrobu	128
6.3.3	Syntéza celulózy	130
6.4	Rozklad sacharózy, glykogénu, škrobu a celulózy	130
6.4.1	Rozklad sacharózy	130
6.4.2	Glykogenolýza	131
6.4.3	Hydrolýza škrobu	131
6.4.4	Hydrolýza celulózy	133
6.5	Syntéza inozitolu a kyseliny L-askorbovej	133

6.6	Aminosacharidy a proteoglykány	134
6.7	Glukoneogénéza, syntéza glukózy v živočíšnych organizmoch	135
7.	kapitola Syntéza a metabolizmus lipidov	140
7.1	Charakteristika lipidov, štruktúra, vlastnosti a klasifikácia	140
7.1.1	Biologická funkcia lipidov	140
7.1.2	Rozdelenie lipidov	140
7.1.3	Chemické zloženie lipidov	141
7.2	Jednoduché lipidy	143
7.2.1	Acylglyceroly	143
7.2.2	Vosky	144
7.3	Syntéza jednoduchých lipidov (triacylglycerolov)	145
7.3.1	Syntéza glycerolu	146
7.3.2	Syntéza vyšších mastných kyselín v živočíšnych bunkách	146
7.4	Hydrolyza triacylglycerolov	149
7.4.1	Lipolýza	149
7.4.2	Oxidácia glycerolu	150
7.4.3	Oxidácia vyšších mastných kyselín	150
7.5	Zložené lipidy	153
7.5.1	Fosfolipidy	153
7.5.2	Glykolipidy	156
7.5.3	Lipoproteíny	157
7.6	Izoprenoidné lipidy	158
7.6.1	Steroidy	158
8.	kapitola Syntéza a metabolizmus aminokyselín a amidov	161
8.1	Asimilácia molekulového dusíka a amoniaku	161
8.1.1	Asimilácia molekulového dusíka bakteriálnou bunkou	161
8.1.2	Asimilácia amoniaku rastlinami	162
8.1.3	Asimilácia a metabolizmus síry	163
8.2	Chemická štruktúra a fyzikálno-chemické vlastnosti aminokyselín	165
8.3	Proteinogénne aminokyseliny	167
8.4	Syntéza aminokyselín a amidov	170
8.4.1	Transaminácia	172
8.4.2	Redukčná aminácia ketokyselín	172
8.4.3	Lyázová aminácia	172
8.4.4	Syntéza amidov aminokyselín	172
8.5	Štruktúra a vlastnosti najvýznamnejších biogénnych amínov a polyamínov	173
9.	kapitola Bielkoviny – štruktúra, biologická funkcia a klasifikácia	174
9.1	Biologická funkcia bielkovín	174
9.2	Chemická stavba a štruktúra bielkovín	175
9.2.1	Primárna štruktúra bielkovín	176
9.2.2	Sekundárna štruktúra bielkovín	177
9.2.3	Terciárna štruktúra bielkovín	179
9.2.4	Kvartérna štruktúra bielkoviny	180
9.2.5	Denaturácia bielkovín	182
9.3	Klasifikácia bielkovín	182
9.3.1	Delenie bielkovín podľa tvaru	183
9.3.2	Delenie bielkovín podľa rozpustnosti	183
9.3.3	Delenie bielkovín podľa prítomnosti neproteínovej zložky	184
9.3.4	Delenie bielkovín podľa biologickej funkcie	184

9.4	Niektoré biologicky významné peptidy	186
9.4.1	Glutatón	186
9.4.2	Peptidové antibiotiká	187
9.4.3	Peptidové inhibítory proteolytických enzýmov	187
9.4.4	Peptidové jedy	187
9.5	Disimilácia bielkovín, proteolýza	188
9.5.1	Deaminácia aminokyselín	189
9.5.2	Dekarboxylácia aminokyselín	190
9.6	Detoxikácia amoniaku, ornitínový cyklus	191
10.	kapitola Nukleotidy: chemická stavba, biosyntéza, degradácia a ich biologický význam	194
10.1	Chemická štruktúra nukleotidov, nukleozidov a dusíkových báz	194
10.2	Biosyntéza ribonukleotidov	198
10.2.1	Biosyntéza purínových nukleotidov	199
10.2.2	Biosyntéza pyrimidínových nukleotidov	199
10.2.3	Biosyntéza ribonukletidov transformáciou nukleozidov	201
10.3	Biosyntéza deoxyribonukleotidov	201
10.4	Rozklad nukleotidov	201
10.5	Charakteristika nukleotidových koenzýmov	204
11.	kapitola Nukleové kyseliny: štruktúra, fyzikálno-chemické vlastnosti, biologická funkcia a syntéza	205
11.1	Biologická funkcia nukleových kyselín	205
11.2	Štruktúra nukleových kyselín	206
11.2.1	Štruktúra DNA	206
11.2.2	Štruktúra RNA	210
11.3	Typy nukleových kyselín, ich štruktúra a biologický význam	212
11.3.1	Typy DNA	212
11.3.2	Typy RNA	213
11.3.3	Rozklad nukleových kyselín	215
11.4	Genetická informácia a expresia génov	215
11.4.1	Organizácia DNA a štruktúra genómu	215
11.4.1.1	Nebunkové organizmy	216
11.4.1.2	Bunkové organizmy	216
11.4.1.3	Štruktúra a biologická funkcia chromozómov	216
11.4.1.4	Štruktúry chromozómových nukleových kyselín	217
11.4.1.5	Štruktúra chromatínu	217
11.5	Biosyntéza DNA – replikácia	220
11.5.1	Enzýmy zúčastňujúce sa replikácie DNA	221
11.5.1.1	Prokaryotické DNA-polymerázy	221
11.5.1.2	Eukaryotické DNA-polymerázy	223
11.5.1.3	DNA-ligázy	223
11.5.1.4	Helikázy a gyrázy	224
11.5.2	Mechanizmus replikácie	224
11.5.2.1	Replikácia DNA v prokaryotických bunkách	225
11.5.2.2	Replikácia DNA v eukaryotických bunkách	229
11.6	Transkripcia – syntéza RNA	230
11.6.1	Transkripcia v prokaryotických a eukaryotických bunkách	231
11.6.1.1	Syntéza RNA závislá od RNA	231
11.6.1.2	Syntéza RNA katalyzovaná polynukleotiddifosforylázou	232
11.6.1.3	Syntéza RNA závislá od DNA	232

11.6.2	RNA-polymerázy	232
11.6.2.1	Prokaryotická RNA-polymeráza.....	233
11.6.2.2	Eukaryotické RNA-polymerázy	233
11.6.3	Mechanizmus transkripcie	234
11.6.4	Posttranskripčná úprava hnRNA v eukaryotických bunkách.....	237
11.6.5	Ďalšie spôsoby syntézy RNA	241
11.6.5.1	Reverzná transkripcia	241
11.6.5.2	RNA-závislá RNA-polymeráza	242
11.7	Genetický kód a jeho základné vlastnosti.....	242
11.8	Genóm človeka.....	245
12. kapitola	Syntéza bielkovín, proteosyntéza	246
12.1	Charakteristika ribozómov	246
12.2	Aktivácia aminokyselín a tvorba aminoacyl-tRNA.....	248
12.3	Translácia	250
12.3.1	Iniciácia translácie a tvorba iniciačného komplexu	251
12.3.2	Elongácia translácie	253
12.3.3	Terminácia translácie	256
12.3.4	Zvláštnosti translácie v bunkách eukaryotov	258
12.4	Energetické zabezpečenie translácie.....	259
12.5	Kotranslačná a posttranslačná modifikácia bielkovín.....	260
12.6	Regulácia syntézy bielkovín.....	261
13. kapitola	Základné princípy regulácie biochemických procesov.....	264
13.1	Metabolická regulácia.....	264
13.1.1	Regulácia aktivity enzýmov	264
13.1.1.1	Alosterické enzýmy	264
13.1.1.2	Kovalentne modulovateľné enzýmy	266
13.1.2	Regulácia syntézy enzýmov	267
13.1.2.1	Regulácia na úrovni transkripcie.....	267
13.1.2.2	Regulácia na úrovni translácie	270
13.1.3	Spôsoby regulácie multienzymových systémov	271
13.1.3.1	Izoenzýmová regulácia.....	271
13.1.3.2	Sústredená alebo multivalentná inhibícia	272
13.1.3.3	Kooperatívna modulácia.....	272
13.1.3.4	Kumulatívna inhibícia koncovými produktmi	272
13.1.3.5	Sekvenčná modulácia.....	273
13.2	Medzibunková regulácia	274
13.2.1	Humorálny systém.....	274
13.2.1.1	Mechanizmus regulácie hormónmi	275
13.3	Regulačné princípy funkčnej celistvosti biochemických procesov	276
13.3.1	Integrita katabolických a anabolických procesov ako základná podmienka metabolického stavu	276
13.3.2	Hlavné cesty biochemickej premeny látok v živých systémoch.....	279
13.3.3	Podstatné odlišnosti medzi reakciami katabolických a anabolických procesov	280
13.3.4	Priepustnosť bunkových membrán ako faktor regulácie metabolizmu látok	280
13.3.5	Regulácia syntézy a hydrolýzy bielkovín.....	281
	Použitá literatúra	282
	Register	284

Predhovor

Viacročné skúsenosti z výučby biochémie na Vysokej škole poľnohospodárskej v Nitre, a neskôr na Slovenskej poľnohospodárskej univerzite v Nitre, umožnili autorom učebnice spracovať problematiku biochémie na aktuálnej úrovni poznania, v prístupnej forme a v primeranom rozsahu tak, aby študenti mohli pochopiť podstatu biologických procesov usku-točňujúcich sa v živých organizmoch na molekulovej úrovni. Obsah učebnice vychádza z profilácie biologicko-poľnohospodárskych, potravinárskych a biotechnologických odborov a študijných programov.

Začiatky výučby biochémie na SPU v Nitre siahajú do šesťdesiatych rokov 20. storočia, kedy bolo obsahové zameranie rozdelené na statickú a dynamickú biochémiu. Neskôr bol predmet rozdelený na samostatnú biochémiu rastlín a biochémiu živočíchov. Koncom deväťdesiatych rokov boli na báze biochémie vytvorené nové samostatné disciplíny, ako je molekulárna biológia, biochemické laboratórne metódy, biochemické technológie alebo enzýmové inžinierstvo, čím sa vytvorili širšie možnosti ako pre prehĺbenie poznatkov chemických a biologických disciplín, tak aj pre rozšírenie profilácie na aplikovanú biológiu, biotechnológie a potravinárstvo.

Je potrebné konštatovať, že žiadny vedný odbor neprehľbil naše vedomosti o podstate života a biologických procesoch živých organizmov, a tým neovplyvnil konanie biológov, lekárov, fyziológov, genetikov, potravinárov a poľnohospodárov natolko ako biochémia.

Pri posudzovaní významu, postavenia a možnosti ďalšieho rozvoja biochémie v systéme biologicko-poľnohospodárskych vied, odborov a študijných programov je potrebné poukázať a osobitne zvýrazniť poslanie biochémie ako metodologického nástroja rozvoja príbuzných biologických vedných disciplín. Ďalší rozvoj biologicko-poľnohospodárskych potravinárskych odborov a moderných biotechnológií bez využívania poznatkov z biochémie nie je možný. Na druhej strane, rozvoj biochémie nie je mysliteľný bez stáleho prehľbovania a aplikácie poznatkov z chémie a fyziky, genetiky, mikrobiológie, analytických metód a vied o štruktúre makromolekúl a biologických systémov.

Rozsah učebnice je vymedzený rozsahom výučby akreditovaných študijných programov, a preto je vecné zameranie učebných textov orientované najmä na základné metabolické a syntetické reakcie odvodené od anabolických a katabolických procesov sacharidov, lipidov, aminokyselín, bielkovín a nukleových kyselín.

Pri vypracovaní učebnice boli využité aj skúsenosti z doteraz vypracovaných a zverejnených učebných textov na pracovisku. Ďalej boli použité poznatky z najnovších domácich a zahraničných publikácií. Autori ďakujú recenzentom za cenné pripomienky a námety.

Autori s vďakou uvítajú všetky pripomienky, ktoré umožnia skvalitniť obsahové zameranie učebných textov.

V mene kolektívu autorov

Ivan Michalík

Biochémia

**Dana Urminská, Ivan Michalík, Zdenka Gálová,
Želmíra Balážová, Eva Szabová**

Vydala: Slovenská poľnohospodárska univerzita v Nitre

Jazyková korektúra: Katarína Drábiková

Návrh obálky, grafická úprava: Tatiana Šmehilová

Vydanie: druhé nezmenené

Náklad: 100 ks

Tlač: Vydavateľstvo SPU v Nitre

AH-VH: 23,36-23,76

ISBN 978-80-552-2757-3

Táto publikácia bola vytlačená na ekologickom papieri.

