

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего образования  
«Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова»  
Химический факультет

УТВЕРЖДАЮ

Декан химического факультета,  
Чл.-корр. РАН, профессор

 / Калмыков С.Н. /  
«25» февраля 2022 г.  


### **ПРОГРАММА-МИНИМУМ**

кандидатского экзамена по специальности

#### **1.5.4 Биохимия**

Шифр и наименование области науки: 1. Естественные науки

Наименование отраслей науки, по которым присуждаются ученые  
степени: химические

Рабочая программа рассмотрена и одобрена  
Учебно-методической комиссией факультета  
(протокол №9 от 09.02.2022 г.)

Москва 2022

## **I. Описание программы:**

Настоящая программа экзамена кандидатского минимума составлена на базе основополагающих разделов биохимии: включая общие вопросы биохимии, белки, нуклеиновые кислоты, ферменты, липиды, терпеноиды и биологические мембраны, обмен азота, витамины, образование органического вещества у растений и микробов, углеводы и их ферментативное превращения, брожение и дыхание, энергетический обмен клетки, биосинтез белков, молекулярную биологию и генетику, иммунохимию, а также взаимосвязь и регуляцию процессов обмена веществ в организме.

## **II. Основные разделы и вопросы к экзамену:**

### **1. Общие вопросы биохимии.**

Биосфера и биологический круговорот веществ и энергии. Пищевые цепи. Автотрофы и гетеротрофы. Симбиоз. Прокариоты и эукариоты. Строение про- и эукариотической клетки. Функции органелл и цитоплазмы клетки. Химический состав живых систем. Основные классы биоорганических соединений. "Органический алфавит" жизни. Биологические функции воды. Основной (первичный) и вторичный метаболизм. Катаболизм и анаболизм. Основные пути регуляции биохимических процессов.

Энергетический обмен клетки. Макроэргические соединения. Природа макроэргической связи. АТФ и другие фосфорилированные соединения. Энергетический заряд клетки. Пути использования энергии, запасаемой в высокоэнергетических соединениях. Буферный состав физиологических жидкостей. Транспортировка кислорода и углекислого газа. Гемоглобин и миоглобин. Кооперативные взаимодействия.

### **2. Углеводы.**

Структура моносахаридов: альдозы и кетозы. Стереоизомерия. Способы изображения (проекция Фишера и Хеурса, конформационные формулы). Биологические функции моносахаридов. Олигосахариды - структура и биологические функции. Структура и биологические функции полисахаридов животных и грибов (гликогена и хитина), растений (крахмала, целлюлозы, инулина, пектинов, гемицеллюлоз - маннаноов, галактанов и ксиланов), водорослей (агар-агара, альгиновых кислот) и бактерий (декстрана). Пептидогликаны бактерий и гликопротеиды животных. Гликозаминогликаны и протеогликианы.

Гликолиз и гликогенолиз. Гликолиз - центральный путь катаболизма глюкозы. Стадии и подстадии гликолиза. "Запускные" реакции и этапы запасания энергии. Субстратное фосфорилирование. Необратимые стадии гликолиза. "Кислородная задолженность". Пути вовлечения в гликолиз различных ди- и моносахаридов. Гликогенолиз. Регуляция гликолиза и гликогенолиза. Спиртовое и молочнокислое брожение.

Цикл лимонной кислоты и глиоксала́тный цикл.

Пируватдегидрогена́зный комплекс ферментов. Коферменты и кофакторы комплекса. Цикл лимонной кислоты. Регуляция окислительного декарбоксилирования пирувата и цикла лимонной кислоты. Анаэробные реакции. Глиоксала́тный цикл и его функции.

Электрон-транспортная цепь и окислительное фосфорилирование. Внутриклеточная локализация процессов гликолиза, цикла лимонной кислоты и электрон-транспортной системы. Структура митохондрий и челночные системы. Коллекторная функция NADH и FADH<sub>2</sub>. Четыре комплекса электрон-транспортной цепи. Флави́нмо́нону́клеотид. Хемосмोटическая гипотеза и механизм создания градиента протонов. Окислительное фосфорилирование. Структура и механизм действия АТФ-синтетазы.

Глюконеогенез. Превращение пирувата в фосфоенолпируват. Сходства и различия гликолиза и глюконеогенеза. Реципрокная регуляция гликолиза и глюконеогенеза. "Холостые циклы" в углеводном обмене и их роль. Синтез гликогена. Реципрокная регуляция гликогенсинтетазы и гликоген-фосфоори́лазы.

Фотосинтез и фотосинтетическое фосфорилирование. Разнообразие фотосинтетиков и доноров водорода при фотосинтезе. Световая и темновая стадии фотосинтеза. Структура и назначение хлорофиллов и каротиноидов. Два типа фотохимических систем и их взаимодействие. Z-схема и циклическое фосфорилирование. Электрон-транспортная система хлоропластов. Общее уравнение фотосинтеза. Фиксация двуокиси углерода. Представление о цикле Кальвина. C<sub>4</sub>-путь и его физиологическая роль. Фотодыхание.

Вторичный катаболизм глюкозы. Пентофосфата́зный путь и его физиологическая роль. Окислительный и неокислительный этапы пентофосфата́зного пути. Биосинтез глюкуроновой кислоты и витамина С.

### **3. Липиды.**

Структура и функции липидов. Классификация липидов. Триацилглицериды. Строение и функции триацилглицеридов. Насыщенные (лауриновая, миристиновая, пальмитиновая, стеариновая и арахидовая) и ненасыщенные (пальмитолеиновая, олеиновая, линолевая, линолеи-

новая и арахидоновая) кислоты. Состав растительных и животных жиров. Воска. Фосфолипиды. Фосфатидная кислота. Фосфатидилсерин, фосфатидилэтаноламин (кефалин), фосфатидилхолин (лецитин), кардиолипин. Сфингомиелины. Прочие вещества липидной природы: стероиды, гликолипиды, липопротейны, витамины, гормоны.

Мембраны и трансмембранный транспорт.

Типы мембран. Состав и структура клеточных мембран. Жидкомозаичная модель Сингера-Никольсона. Липопротейны. Активный и пассивный трансмембранный транспорт. Виды транспортных систем. Натрий-калиевый насос, механизм действия и физиологическая роль.

Окисление жирных кислот. Механизм активации и переноса жирных кислот через внутреннюю мембрану митохондрий. Первая (β-окисление до ацетил-CoA) и вторая (до углекислого газа и воды) стадии окисления жирных кислот. Особенности окисления ненасыщенных жирных кислот и жирных кислот с нечетным числом атомов, углерода. Функции биотина и коферментной формы витамина B12. Образование кетонных тел в печени и их использование в мышцах.

Биосинтез жирных кислот. Челночный механизм переноса ацетильных групп из матрикса митохондрий в цитозоль. Образование малонил-CoA. Строение и механизм действия синтетазы жирных кислот. Стадии синтеза жирных кислот. Сходства и различия между окислением и синтезом жирных кислот. Согласованная регуляция окисления и биосинтеза жирных кислот. Синтез и гидролиз жиров и фосфолипидов. Образование ди- и триацилглицеридов. Реутилизация холина и синтез лецитина *de novo*.

#### **4. Азотсодержащие соединения.**

Аминокислоты: строение и биологические функции. Понятие о заменимых и незаменимых аминокислотах. Взаимосвязь аминокислот с метаболитами гликолиза и цикла лимонной кислоты. Механизм реакции переаминирования. Перидоксальфосфат и перидоксаминфосфат. Глутаминаза и глутаминсинтетаза. Расщепление и биосинтез аминокислот. Токсичность аммиака и орнитинный цикл. Аммоний-, урео- и урикогелические организмы. Глюкогенные и кетогенные аминокислоты. Пути распада и синтеза аминокислот, сходства и различия катаболических и анаболических путей. Роль тетрагидрофолиевой кислоты.

Белки. Специфическая роль белков в явлениях жизни. Принципы структурной организации белков. Типы невалентных взаимодействий и их роль в поддержании пространственной структуры белков. Иерархия уровней структурной организации белков. Структура и стабильность

ферментов. Стабильность белков *in vivo* и ее связь со структурой. Время жизни и пути деградации белков в клетках.

Принципы и методы изучения структуры белков. Значение третичной структуры белковой молекулы для проявления ее биологической активности. Величина и форма белковых молекул. Глобулярные и фибриллярные белки. Антитела и интерфероны. Изоэлектрическая точка белков. Конформационная динамика белковой молекулы. Денатурация белков. Принципы выделения, очистки и количественного определения белков.

Ферменты. Источники ферментов. Нахождение ферментов в природных объектах, локализация ферментов в клетке. Основные отличия ферментативного катализа от традиционного химического. Биосинтез ферментов. Посттрансляционная модификация.

Механизмы ферментативного катализа. Физико-химические причины ускорения ферментативных реакций. Теории ферментативного катализа. Энергия активации ферментативных реакций. Специфичность и эффективность ферментативного катализа. Активные центры ферментов и механизмы катализируемых реакций. Каталитические и сорбционные подцентры ферментов. Кофакторы. Коферменты. Простетические группы. Роль ионов металлов для ферментативной активности. Классификация ферментов и ее принципы. Оксидоредуктазы, трансферазы, гидролазы, распространение в природе, важнейшие представители. Лиазы, изомеразы и лигазы, важнейшие представители.

Кинетика ферментативного катализа. Методы определения его кинетических параметров. Стационарная кинетика ферментативных реакций. Методы обработки экспериментальных данных. Единицы активности ферментов. Уравнение Михаэлиса-Ментен. Кинетика двухстадийных ферментативных реакций. Трехстадийная схема ферментативного катализа. Константы скорости в элементарных стадиях ферментативного катализа. Лимитирующие стадии ферментативных реакций. Регуляция действия ферментов. Влияние физических и химических факторов на активность ферментов. Температурные эффекты в ферментативных реакциях. Влияние pH на скорость ферментативной реакции. Ингибирование (активация) ферментативных реакций. Обратимые и необратимые ингибиторы. Кинетические типы ингибирования. Методы анализа экспериментальных данных. Ингибирование субстратом. Регуляция активности и синтеза ферментов в живых системах. Аллостерические ферменты. Индукция и репрессия синтеза ферментных белков. Теория Жакоба и Моно. Катаболитная репрессия. Конститутивный синтез ферментов. Полиферментные системы. Методы выделения

и очистки ферментов. Характеристики препаратов ферментов. Критерии чистоты ферментных препаратов.

Строение и биологические функции азотистых оснований. Катаболизм и анаболизм пуриновых оснований, нуклеотидов и дезоксинуклеотидов на их основе.

### **5. Витамины**

Роль витаминов в питании животных и человека. Витамины как коферменты. Жирорастворимые витамины (А, D, Е, К, убихинон, пластохинон). Водорастворимые витамины (В1, В2, В3, В5, В6, В12, С, липоевая кислота, биотин, фолиевая кислота).

### **6. Гормоны.**

Иерархия эндокринной системы. Первичные, вторичные и конечные мишени. Химическая природа гормонов. Водно- и жирорастворимые гормоны. Два механизма действия гормонов. Вторичный посредник и каскадные процессы на примере биохимии адреналина.

### **7. Молекулярная биология и генетика.**

Строение нуклеиновых кислот. Хромосомы и их упаковка в клетке. Ферментативный аппарат репликации ДНК. Особенности репликации эукариот. Репарация ДНК. Транскрипция, РНК полимеразы, механизм сплайсинга РНК. Трансляция. Особенности генетического кода, транспортная РНК, устройство рибосомы, стадии синтеза белка.

Рекомбинация – основной механизм обмена генетической информацией. Гомологичная, сайт-специфическая и транспозиционная рекомбинация. Процессы переноса генетического материала между клетками. Трансформация, трансдукция и трансмиссия. Системы рестрикции-модификации.

### **8. Взаимосвязь и регуляция процессов обмена веществ в организме**

Единство процессов обмена веществ. Компартиментализация и регуляция метаболических путей. Связь процессов ассимиляции и диссимиляции. Взаимосвязь между обменом белков, углеводов, жиров и липидов. Принципы термодинамики (энергетика состояния системы). Регуляция водно-солевого обмена. Регуляция обмена кальция и фосфатов. Нарушения регуляции процессов обмена веществ в организме. Сахарный диабет.

### **9. Иммунохимия.**

Основные исторические этапы развития иммунологии, иммунохимии и иммунобиотехнологии. Зарождение экспериментальной иммунологии. Работы Дженнера, Эрлиха, Беринга, Мечникова, Пастера. Активная и пассивная иммунизация. Компоненты крови (клеточные эле-

менты, плазма, сыворотка). Способы защиты организма против чужеродных веществ. Неспецифический (врожденный) иммунитет. Фагоцитоз, система комплемента, клетки киллеры. Специфический (приобретенный) иммунитет. Клетки крови (лейкоциты, гранулоциты, моноциты, лимфоциты). Т- и В-клетки, продуцирование антител, иммунологическая память. Лимфатическая система.

Молекулярная иммунология и иммунохимия. Иммуноглобулины, антитела, антигены. Клетки миеломы и гибридомы. Моноклональные антитела. Получение моноклональных антител. Общий план строения иммуноглобулинов. Структура и функции иммуноглобулинов. Классы антител. Трехмерная структура иммуноглобулинов. Области связывания антигенов, распознавание антигенов, понятие специфичности, эпитопы. Гетерогенность антител. Клональная селекционная теория. Получение иммунной сыворотки, способы выделения и очистки антител. Гаптены. Динамика иммунизации. Иммуносорбенты. Области применения моноклональных антител. Вакцины.

Физико-химические закономерности взаимодействия антиген-антитело. Количественная оценка специфичности. Аффинность, авидность. Перекрестные реакции. Гетерогенность антител. Методы определения аффинности антител. Графические способы расчета констант связывания (метод Скетчарда, координаты Хилла). Взаимодействие двух субпопуляций антител с моновалентным антигеном. Анализ кинетических закономерностей взаимодействия антиген-антитело. Способы определения прямой и обратной кинетических констант.

### Критерии оценивания

| Критерии и показатели оценивания ответа на экзамене                                 |                                                                                |                                                                                                                       |                                                                                                        |
|-------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Не-удовлетворительно                                                                | Удовлетворительно                                                              | Хорошо                                                                                                                | Отлично                                                                                                |
| Фрагментарные знания актуальных проблем и тенденций в развитии современной биохимии | Неполные знания актуальных проблем и тенденций в развитии современной биохимии | Сформированные, но содержащие отдельные пробелы знания актуальных проблем и тенденций в развитии современной биохимии | Сформированные и систематические знания актуальных проблем и тенденций в развитии современной биохимии |

### III. Рекомендуемая основная литература:

1. А. Ленинджер. Основы биохимии, в 3-х т, т. 1. М.: Мир, 1985 (разделы 1-5)
2. Основы биохимии Ленинджера. Том 1. Основы биохимии. Строение и катализ. М.: Бином, 2012 (разделы 1-5)
3. В. Эллиот, Д. Эллиот. Биохимия и молекулярная биология. М.: Изд-во НИИ биомедицинской химии РАМН, 2000 (разделы 1-5)
4. Р. Досон, Д. Эллиот, У. Эллиот, К. Джонс. Справочник биохимика. М.: Мир, 1991 (разделы 1-5)
5. Г. Шульц Г., Р. Ширмер. Принципы структурной организации белков. М.: Мир, 1982 (раздел 5)
6. С.Д. Варфоломеев, К.Г. Гуревич. Биокинетика. Практический курс. М.: ФИАР-ПРЕСС, 1999 (раздел 5)
7. И.В. Березин, К. Мартинек. Основы физической химии ферментативного катализа. Учеб. пособие для студентов хим. и биолог. фак. ун-тов. - М.: Высшая школа, 1977 (раздел 5)
8. З. Гауптман, Ю. Грефе, Х. Ремане. Органическая химия. М.: Химия, 1979 (разделы 2-4)
9. Дж. Робертс, М. Касерио. Основы органической химии, в 2-х т. М.: Мир, 1978 (разделы 2-4)
10. Р. Скоупс. Методы очистки белков. М.: Мир, 1985 (раздел 5)
11. Л.А. Остерман. Хроматография белков и нуклеиновых кислот. М.: Наука, 1985 (раздел 5)
12. Л.А. Остерман. Методы исследования белков и нуклеиновых кислот: электрофорез и ультрацентрифугирование (практическое пособие). М.: Наука, 1981 (раздел 5)

#### **IV. Дополнительная литература**

1. Р. Мари, Греннер Д., Мейес П., Родуэлл П. Биохимия человека, в 2-х т. М.: Мир, 1993.
2. Д. Мецлер. Биохимия, в 3-х т. М.: Мир, 1980.
3. Л. Страйер. Биохимия, в 3-х т. М.: Мир, 1985.
4. Д.Г. Кнорре, С.Д. Мызина. Биологическая химия. М.: Высшая школа, 1998.
5. Ю.Б. Филиппович. Основы биохимии. М.: Лань, Агар, Флинт, 1999.
6. Ч. Р. Кантор, П. Р. Шиммел, Биофизическая химия, тт. 2, 3. М., "Мир", 1985.
7. Д. Фрайфельдер. Физическая биохимия. М.: Мир, 1980.
8. Э. Корниш-Боуден. Основы ферментативной кинетики. М.: Мир, 1979.

#### **V. Авторы программы:**

1. д.х.н., проф., зав. кафедрой химической энзимологии Клячко Наталья Львовна
2. д.х.н., проф. Гладилин Александр Кириллович