

12-7874-5
5 шзр. Т.1

НА ДОМ НЕ ВЫДАЕТСЯ

ЛУЧШИЙ ЗАРУБЕЖНЫЙ УЧЕБНИК



Д. НЕЛЬСОН
М. КОКС

ОСНОВЫ БИОХИМИИ ЛЕНИНДЖЕРА

ОСНОВЫ БИОХИМИИ
СТРОЕНИЕ И КАТАЛИЗ

22-05287

ПЕРЕВОД НОВОГО ИЗДАНИЯ

1

 Лаборатория
ЗНАНИЙ



ЛУЧШИЙ ЗАРУБЕЖНЫЙ УЧЕБНИК

Д. Нельсон, М. Кокс

ОСНОВЫ БИОХИМИИ ЛЕНИНДЖЕРА

В трех томах

1

ОСНОВЫ БИОХИМИИ СТРОЕНИЕ И КАТАЛИЗ

5-е издание,
переработанное и дополненное

Перевод с английского
под редакцией доктора биологических наук,
члена-корреспондента РАН Н. Б. Гусева



Москва
Лаборатория знаний

УДК 578.
ББК 28.072я73
Н49

Серия основана в 2006 г.

Переводчик: канд. хим. наук Т. П. Мосолова
Научные редакторы: д-р биол. наук О. Д. Лопина (гл. 1–4), д-р биол. наук Н. Б. Гусев (гл. 4–7, 12),
канд. биол. наук В. Г. Гривенникова (гл. 8–11)

Нельсон Д.

Н49 Основы биохимии Ленинджера : в 3 т. Т. 1 : Основы биохимии, строение и катализ / Д. Нельсон, М. Кокс ; пер. с англ. — 5-е изд., перераб. и доп. — М. : Лаборатория знаний, 2022. — 703 с. : ил. — (Лучший зарубежный учебник).

ISBN 978-5-00101-308-2 (Т. 1)

ISBN 978-5-00101-307-5

Перевод седьмого оригинального издания всемирно известного учебника, написанного талантливыми американскими учеными-педагогами, который отражает стремительное развитие современной биохимии и включает основные достижения, помогающие осветить важные аспекты этой науки.

В томе 1 рассмотрены химические, физические, генетические и эволюционные основы биохимии, строение и функции различных биомолекул и биомембран, современные методы их анализа и новые продукты биотехнологий, полученные на основе закодированной в ДНК информации, системы передачи сигналов и механизмы биосигнализации. В каждой главе есть задания для самопроверки.

Для студентов и аспирантов биологических, химических, медицинских вузов и для научных работников.

УДК 578.1
ББК 28.072я73

Учебное издание

Серия: «Лучший зарубежный учебник»

Нельсон Дэвид, Кокс Майкл

ОСНОВЫ БИОХИМИИ ЛЕНИНДЖЕРА

В трех томах

Том 1

ОСНОВЫ БИОХИМИИ, СТРОЕНИЕ И КАТАЛИЗ

Ведущий редактор канд. биол. наук *Н. Г. Иванова*

Художник *В. А. Прокудин*

Технический редактор *Т. Ю. Федорова*. Корректор *Н. В. Бурдина*

Компьютерная верстка: *Т. Э. Внукова*

Подписано в печать 30.03.22. Формат 84 × 108/16.

Усл. печ. л. 73,92. Заказ № ВЗК-01372-22.

Издательство «Лаборатория знаний»

125167, Москва, проезд Аэропорта, д. 3

Телефон: (499) 157-5272, e-mail: info@pilotLZ.ru, <http://www.pilotLZ.ru>

Отпечатано в АО «Первая Образцовая типография», филиал «Дом печати – ВЯТКА»

в полном соответствии с качеством предоставленных материалов.

610033, г. Киров, ул. Московская, 122. Факс: (8332) 53-53-80, 62-10-36

<http://www.gipp.kirov.ru>; e-mail: order@gipp.kirov.ru

Lehninger Principles of Biochemistry 7 Ed

First published in United States by W. H. Freeman and Company

Copyright © 2017, 2013, 2008, 2005 by W. H. Freeman and Company. All rights reserved

Основы биохимии Ленинджера 7-е издание

Впервые опубликовано в США издательством W. H. Freeman and Company

© 2017, 2013, 2008, 2005 by W. H. Freeman and Company. Все права защищены

© Перевод на русский язык, Лаборатория знаний, 2022

ISBN 978-5-00101-308-2 (Т. 1)
ISBN 978-5-00101-307-5

Краткое содержание трех томов

ТОМ 1

- 1 Основы биохимии
- Часть I.
СТРОЕНИЕ И КАТАЛИЗ
- 2 Вода
- 3 Аминокислоты, пептиды и белки
- 4 Трехмерная структура белков
- 5 Функции белков
- 6 Ферменты
- 7 Углеводы и гликобиология
- 8 Нуклеотиды и нуклеиновые кислоты
- 9 Технологии на основе информации из ДНК
- 10 Липиды
- 11 Биологические мембраны и транспорт
- 12 Биосигнализация

ТОМ 2

- Часть II.
БИОЭНЕРГЕТИКА И МЕТАБОЛИЗМ
- 13 Основы биоэнергетики.
Типы химических реакций
- 14 Гликолиз, глюконеогенез
и пентозофосфатный путь
- 15 Принципы регуляции метаболизма
- 16 Цикл лимонной кислоты
- 17 Катаболизм жирных кислот

- 18 Окисление аминокислот
и образование мочевины
- 19 Окислительное фосфорилирование
- 20 Фотосинтез и биосинтез
углеводов у растений
- 21 Биосинтез липидов
- 22 Биосинтез аминокислот, нуклеотидов
и связанных с их метаболизмом
молекул
- 23 Гормональная регуляция и интеграция
метаболизма у млекопитающих

ТОМ 3

Часть III. **ПУТИ ПЕРЕДАЧИ ИНФОРМАЦИИ**

- 24 Гены и хромосомы
- 25 Метаболизм ДНК
- 26 Метаболизм РНК
- 27 Метаболизм белка
- 28 Регуляция экспрессии генов

Сокращения и аббревиатуры, используемые
в биохимии

Краткие решения задач и ответы на вопросы

Глоссарий

Предметно-именной указатель

Оглавление

Предисловие к русскому изданию	6	Взаимодействия между биомолекулами	41
Краткое содержание трех томов	7	стереоспецифичны	41
Об авторах	8	Краткое содержание раздела	41
Несколько слов о науке	9	1.3. Физические основы	43
Предисловие	11	Живые организмы находятся	
Благодарности	12	в динамическом стационарном состоянии,	
1 Основы биохимии	15	но не в равновесии	
1.1. Принципы организации клетки	17	с окружающей средой	43
Клетки – структурные и функциональные		Организмы перерабатывают энергию	44
единицы всех живых организмов	17	и вещества из окружающей среды	44
Размеры клеток ограничены диффузией	18	Поток электронов обеспечивает организм	45
Выделяют три домена живых организмов	19	энергией	45
Организмы различаются по способу		Создание и поддержание порядка требуют	
получения энергии и субстратам,		совершения работы	
используемым для биосинтеза	20	и затрат энергии	45
Между бактериями и археями много		Дополнение 1-3. Энтропия: торжество	
общего, но и множество важных различий	21	беспорядка	46
Эукариотические клетки содержат		Энергетическое сопряжение	
разнообразные мембранные органеллы,		в биологических реакциях	48
которые можно выделить и исследовать	23	Ферменты способствуют ускорению	
Цитоплазма содержит цитоскелет		протекания химических реакций	52
и очень динамична	26	Сбалансированная и экономичная работа	
Клетка может создавать		клетки достигается путем регуляции	
надмолекулярные структуры	27	метаболизма	54
В исследованиях <i>in vitro</i> можно		Краткое содержание раздела	55
не заметить важные взаимодействия		1.4. Генетические основы	55
между молекулами	29	Генетическая информация заключена	
Краткое содержание раздела	30	в молекулах ДНК	56
1.2. Химические основы	30	Структура ДНК позволяет осуществлять	
Биомолекулы представляют собой		репликацию и репарацию	
соединения углерода, содержащие		с почти абсолютной точностью	57
различные функциональные группы	31	Линейная последовательность ДНК кодирует	
Клетки содержат универсальный		белки с трехмерной структурой	58
набор малых молекул	32	Краткое содержание раздела	59
Дополнение 1-1. Абсолютная		1.5. Эволюционные основы	59
и относительная молекулярная масса.		Изменения наследственной информации	
Единицы измерения	34	создают возможность для эволюции	59
Макромолекулы являются		Биомолекулы возникли в процессе	
основными компонентами клеток	35	химической эволюции	61
Трехмерная структура характеризуется		РНК и схожие с ней предшественники	
конфигурацией и конформацией	36	могли быть первыми генами	
Дополнение 1-2. Луи Пастер и оптическая		и катализаторами	62
активность: <i>In vino veritas</i>	39	Биологическая эволюция началась более	
		трех с половиной миллиардов лет назад	64
		Первые клетки, вероятно, были	
		хемогетеротрофами	64

Эукариотические клетки возникли в несколько стадий из более простых предшественников	65	Диссоциацию воды можно охарактеризовать величиной константы равновесия	96
Молекулярное строение раскрывает эволюционные связи	66	Шкала pH определяет концентрации ионов H^+ и OH^-	97
Функциональная геномика указывает назначение генов в специфических клеточных процессах	69	Слабые кислоты и основания характеризуют константами диссоциации	98
Сравнительный анализ геномов играет все большую роль в биологии и медицине человека	69	Значения pK_a слабых кислот можно определить из кривых титрования	99
Краткое содержание раздела	70	Краткое содержание раздела	101
Ключевые термины	70	2.3. Роль буферных систем в поддержании pH в биологических системах	102
Вопросы и задачи	70	Буферы — это смеси слабых кислот и сопряженных оснований	102
Анализ экспериментальных данных	74	Уравнение Хендерсона–Хассельбаха. pH, pK_a и концентрации компонентов в буферной системе связаны простым соотношением	103
I СТРОЕНИЕ И КАТАЛИЗ		Слабые кислоты и основания служат буферами в клетках и тканях	104
2 Вода	79	Диабет при отсутствии лечения может приводить к угрожающему состоянию — ацидозу	107
2.1. Слабые взаимодействия в водных средах	79	Дополнение 2-1. Медицина. Сам себе подопытный кролик (Не пытайтесь повторить этот опыт!)	108
Необычные свойства воды обусловлены наличием водородных связей	80	Краткое содержание раздела	109
Вода образует водородные связи с полярными растворенными веществами	82	2.4. Вода как реагент	109
Между водой и заряженными веществами существуют электростатические взаимодействия	83	Краткое содержание раздела	110
При растворении кристаллических веществ энтропия возрастает	84	2.5. Живые организмы приспособлены к обитанию в водной среде	110
Неполярные газы плохо растворяются в воде	85	Ключевые термины	111
Неполярные вещества при растворении вызывают энергетически невыгодные изменения в структуре воды	85	Вопросы и задачи	111
Вандерваальсовы взаимодействия обусловлены слабыми силами межатомного притяжения	88	Анализ экспериментальных данных	115
Слабые взаимодействия играют очень важную роль в структуре и функциях макромолекул	88	3 Аминокислоты, пептиды и белки	117
Растворенные вещества изменяют свойства воды	91	3.1. Аминокислоты	118
Краткое содержание раздела	94	Строение аминокислот.	
2.2. Диссоциация воды. Слабые кислоты и слабые основания	94	Общие закономерности	118
В чистой воде мало ионов	94	Аминокислотные остатки в белках являются L-стереоизомерами	122
		Классификация аминокислот на основании их R-групп	122

Дополнение 3-1. Практическая биохимия.			
Поглощение света: закон Ламберта–Бера	125		
«Нестандартные» аминокислоты также выполняют важные функции	125		
Аминокислоты могут действовать как кислоты или основания	127		
Аминокислоты имеют характерные кривые титрования	127		
По кривой титрования можно предсказать электрический заряд аминокислоты	129		
Аминокислоты различаются по кислотно-основным свойствам	130		
Краткое содержание раздела	131		
3.2. Пептиды и белки	131		
Пептиды — это цепочки из аминокислот	131		
Пептиды различаются по способности переходить в форму ионов	132		
Биологически активные пептиды и полипептиды сильно различаются по размерам и составу	133		
Некоторые белки содержат не только аминокислотные остатки, но и другие химические группы	134		
Краткое содержание раздела	134		
3.3. Как работать с белками	136		
Белки можно разделить и очистить	136		
Белки можно разделить и охарактеризовать методом электрофореза	140		
Возможность контролировать содержание белка в неразделенных смесях	144		
Краткое содержание раздела	145		
3.4. Структура белка: первичная структура	145		
Функция белка зависит от его аминокислотной последовательности	146		
Уже расшифрованы аминокислотные последовательности миллионов белков	147		
При изучении химии белка используют методы, в основе которых лежит классическое секвенирование полипептидов	147		
Масс-спектрометрия — альтернативный метод определения аминокислотной последовательности	151		
Небольшие пептиды и белки можно синтезировать химическим путем	153		
Аминокислотная последовательность служит источником важной биохимической информации	154		
Аминокислотная последовательность белков проливает свет на развитие жизни на Земле	156		
Дополнение 3-2. Консенсусные последовательности и логотип последовательности (Sequence logos)	157		
Краткое содержание раздела	161		
Ключевые термины	163		
Вопросы и задачи	163		
Анализ экспериментальных данных	168		
4. Трехмерная структура белков	171		
4.1. Обзор белковых структур	172		
Конформация белка в значительной степени стабилизирована слабыми взаимодействиями	172		
Пептидные связи обладают жесткостью и плоской конфигурацией	175		
Краткое содержание раздела	177		
4.2. Вторичная структура белка	178		
α -Спираль — это распространенный вид вторичной структуры белка	178		
Дополнение 4-1. Методы. Как отличить правую спираль от левой?	180		
Последовательность аминокислот влияет на стабильность α -спирали	180		
Участки полипептидных цепей с β -конформацией образуют β -слои	182		
В белках часто встречаются β -повороты	183		
Вторичные структуры белка характеризуются определенными углами связей	184		
Вторичные структуры можно анализировать с помощью метода кругового дихроизма	184		
Краткое содержание раздела	185		
4.3. Третичная и четвертичная структуры белка	186		
Фибриллярные белки приспособлены для выполнения структурной функции	186		
Дополнение 4-2. Перманентная завивка волос — пример биохимической технологии	188		

Дополнение 4-3. Медицина. Почему морякам, путешественникам и студентам нужно есть свежие фрукты и овощи	190	Глобины — семейство белков, связывающих кислород	230
Разнообразие структур отражает функциональное многообразие глобулярных белков	194	В миоглобине один участок связывания кислорода	230
Дополнение 4-4. Protein Data Bank	194	Количественное описание взаимодействия белков с лигандами	231
Исследование структуры миоглобина позволило подобрать первые ключи к разгадке глобулярной структуры белка	195	Структура белка влияет на связывание с лигандом	234
Глобулярные белки имеют разные типы третичной структуры	196	Гемоглобин переносит кислород в крови	235
Дополнение 4-5. Методы. Методы определения трехмерной структуры белка	198	Субъединицы гемоглобина похожи по строению на миоглобин	237
Некоторые белки или фрагменты белков не имеют упорядоченной структуры	203	Связывание кислорода сопровождается структурными перестройками гемоглобина	237
Белковые мотивы — основа классификации белковых структур	205	Связывание кислорода с гемоглобином — кооперативный процесс	239
Четвертичная структура белка варьирует от простых димеров до больших комплексов	206	Кооперативное связывание лиганда можно описать количественно	241
Краткое содержание раздела	207	Дополнение 5-1. Медицина. Угарный газ: невидимый убийца	242
4.4. Денатурация и сворачивание (фолдинг) белка	208	Две модели кооперативного связывания	244
Нарушение структуры приводит к потере белком своих функций	209	Гемоглобин переносит H^+ и CO_2	246
Аминокислотная последовательность определяет трехмерную структуру	210	Связывание кислорода с гемоглобином регулируется 2,3-бисфосфоглицератом	247
Сворачивание полипептидной цепи происходит быстро и поэтапно	211	Серповидноклеточная анемия — «молекулярная болезнь» гемоглобина	249
Для сворачивания некоторых белков необходимы ассистенты-помощники	213	Краткое содержание раздела	250
Нарушения сворачивания белка — молекулярная основа ряда генетических заболеваний человека	216	5.2. Комплементарные взаимодействия между белками и лигандами: иммунная система и иммуноглобулины	251
Дополнение 4-6. Медицина. Смерть из-за неправильного сворачивания белка: прионные болезни	218	В иммунном ответе участвуют специализированные клетки и белки	252
Краткое содержание раздела	220	Антитела содержат два идентичных центра связывания антигена	253
Ключевые термины	220	Антитела связывают антигены прочно и с высокой специфичностью	255
Вопросы и задачи	221	Взаимодействие антитела с антигеном лежит в основе многих аналитических методов	256
Биохимия в интернете	224	Краткое содержание раздела	258
Анализ экспериментальных данных	225	5.3. Энергозависимые взаимодействия белков: актин, миозин и молекулярные моторы	258
5. Функции белков	227	Миозин и актин — основные белки мышц	259
5.1. Обратимое связывание белков с лигандами: белки, связывающие кислород	228	Упорядоченные структуры тонких и толстых нитей образуются при участии других белков	260
Кислород связывается с протетической группой — гемом	228		

Толстые нити миозина скользят по тонким нитям актина	262	Зависимость ферментативной активности от pH	296
Краткое содержание раздела	264	Предстационарная кинетика может дать дополнительную информацию о последовательности стадий реакции	296
Ключевые термины	264	Ферменты могут подвергаться обратимому и необратимому ингибированию	298
Вопросы и задачи	264	Дополнение 6-2. Кинетические методы определения типа ингибирования	300
Биохимия в интернете	267	Дополнение 6-3. Медицина. Лечение африканского трипаносомоза (сонной болезни) с помощью биохимического «троянского коня»	304
Анализ экспериментальных данных	267	Краткое содержание раздела	306
6 Ферменты	269	6.4. Примеры ферментативных реакций	306
6.1. Введение	270	Механизм действия химотрипсина включает стадии ацилирования и деацилирования остатка серина	307
Большинство ферментов – белки	271	Понимание механизма действия протеиназ позволяет разрабатывать новые методы борьбы с ВИЧ-инфекцией	312
Ферменты классифицируют по типам реакций, которые они катализируют	272	Индукцированное соответствие при связывании субстрата с гексокиназой	314
Краткое содержание раздела	273	Механизм реакции енолазы требует присутствия ионов металла	315
6.2. Как работают ферменты	273	Механизм действия лизоцима включает две последовательные стадии нуклеофильного замещения	316
Ферменты влияют на скорость реакции, но не сдвигают равновесие	274	Понимание механизмов действия ферментов дает нам эффективные антибиотики	319
Скорость реакции и равновесие связаны с понятиями химической термодинамики	276	Краткое содержание раздела	322
Некоторые принципы, объясняющие высокую каталитическую активность и специфичность ферментов	277	6.5. Регуляторные ферменты	322
Слабые взаимодействия фермента с субстратом оптимизируются в переходном состоянии	278	Аллостерические ферменты претерпевают конформационные изменения в ответ на связывание модулятора	323
Энергия связывания определяет специфичность и скорость катализа	281	Поведение аллостерических ферментов отклоняется от кинетики Михаэлиса–Ментен	324
Роль специфических каталитических групп в катализе	283	Регуляция некоторых ферментов происходит путем обратимой ковалентной модификации	326
Краткое содержание раздела	285	Фосфорилирование влияет на строение и каталитическую активность белков	327
6.3. Ферментативная кинетика как подход к пониманию механизма действия ферментов	286	Множественное фосфорилирование позволяет осуществлять тонкую регуляцию	329
Скорость ферментативной реакции зависит от концентрации субстрата	286	Некоторые ферменты и другие белки регулируются путем протеолитического расщепления предшественника	330
Количественное соотношение между концентрацией субстрата и скоростью реакции	288		
Дополнение 6-1. Преобразование уравнения Михаэлиса–Ментен: график в двойных обратных координатах	290		
Использование кинетических параметров для сравнения активностей ферментов	290		
Многие ферменты катализируют реакции с участием двух и более субстратов	293		

Каскад протеолитической активации зимогенов приводит к свертыванию крови	331	содержащие гликозаминогликаны	373
Некоторые регуляторные ферменты используют несколько механизмов регуляции	335	Дополнение 7-3. Медицина. Дефект синтеза или деградации сульфатированных гликозаминогликанов может вызывать серьезные заболевания	377
Краткое содержание раздела	337	Гликопротеины содержат ковалентно связанные олигосахариды	379
Ключевые термины	337	Гликолипиды и липополисахариды — компоненты мембран	380
Вопросы и задачи	338	Краткое содержание раздела	381
Анализ экспериментальных данных	343	7.4. Углеводы как информационные молекулы: сахарный код	382
7 Углеводы и гликобиология	345	Лектины — белки, «читающие» сахарный код и участвующие во многих биологических процессах	382
7.1. Моносахариды и дисахариды	346	Взаимодействие лектина с углеводом очень прочное и высокоспецифичное	386
Существует два семейства моносахаридов — альдозы и кетозы	346	Краткое содержание раздела	388
Моносахариды содержат асимметрические атомы	347	7.5. Методы анализа углеводов	388
Обычные моносахариды имеют циклическую структуру	349	Краткое содержание раздела	390
Живые организмы содержат множество производных гексоз	353	Ключевые термины	392
Моносахариды — это восстановители	355	Вопросы и задачи	392
Дисахариды содержат гликозидную связь	355	Анализ экспериментальных данных	395
Дополнение 7-1. Медицина. Определение уровня глюкозы в крови при диагностике и лечении диабета	356	8 Нуклеотиды и нуклеиновые кислоты	397
Краткое содержание раздела	359	8.1. Основные сведения	397
Дополнение 7-2. Сладкий вкус бывает не только у сахара	360	В состав нуклеотидов и нуклеиновых кислот входят специфические основания и пентозы	398
7.2. Полисахариды	361	В нуклеиновых кислотах нуклеотиды последовательно связаны фосфодиэфирными связями	402
Некоторые гомополисахариды служат для запасания энергии клеткой	362	Свойства азотистых оснований нуклеотидов влияют на трехмерную структуру нуклеиновых кислот	403
Некоторые гомополисахариды выполняют структурную функцию	364	Краткое содержание раздела	406
Трехмерная структура гомополисахаридов определяется стерическими факторами и водородными связями	366	8.2. Строение нуклеиновых кислот	406
Клеточные стенки бактерий и водорослей содержат структурные гетерополисахариды	368	ДНК — двойная спираль, обеспечивающая хранение и передачу генетической информации	406
Гликозаминогликаны — гетерополисахариды внеклеточного матрикса	369	ДНК может принимать разные пространственные конфигурации	409
Краткое содержание раздела	372	Некоторые последовательности ДНК образуют необычные структуры	411
7.3. Гликоконъюгаты: протеогликианы, гликопротеины и гликофинголипиды	372	Матричные РНК кодируют полипептидные цепи	414
Протеогликианы — макромолекулы клеточной поверхности и внеклеточного матрикса,			

Многие молекулы РНК имеют более сложные трехмерные структуры	415	При экспрессии клонированных генов можно увеличить продукцию белка	461
Краткое содержание раздела	418	Существует множество систем, предназначенных для экспрессии рекомбинантных белков	462
8.3. Химия нуклеиновых кислот	418	Изменения в клонированных генах позволяют получать модифицированные белки	465
Двухспиральные ДНК и РНК можно денатурировать	419	Концевые метки обеспечивают разделение рекомбинантных белков при аффинной хроматографии	467
Нуклеотиды и нуклеиновые кислоты подвергаются неферментативным превращениям	421	Для удобства клонирования можно приспособить полимеразную цепную реакцию	469
Некоторые основания в ДНК метилированы	425	Краткое содержание раздела	470
Химический синтез ДНК автоматизирован	425	9.2. Методы с применением ДНК помогают понять функции белков	471
Последовательности генов можно амплифицировать с помощью полимеразной цепной реакции	425	Библиотеки ДНК представляют собой специализированные каталоги генетической информации	471
Последовательность нуклеотидов длинных цепей ДНК можно определить	428	Последовательность или структурные взаимосвязи дают информацию о функциях белка	472
Технология секвенирования ДНК быстро развивается	431	Слитые белки и метод иммунофлуоресценции позволяют определить локализацию белков в клетке	473
Дополнение 8-1. Мощный инструмент судебной медицины	432	Белок-белковые взаимодействия помогают выявить функцию белка	476
Краткое содержание раздела	439	Микрочипы ДНК помогают выявить паттерны экспрессии РНК и другую информацию	479
8.4. Другие функции нуклеотидов	439	Инактивация или изменение генов с помощью CRISPR помогает установить их функцию	480
Нуклеотиды переносят химическую энергию в клетке	439	Краткое содержание раздела	483
Адениновые нуклеотиды входят в состав многих кофакторов ферментов	440	9.3. Геномика и история человечества	483
Некоторые нуклеотиды могут быть регуляторными молекулами	442	Дополнение 9-1. Медицина.	
Адениновые нуклеотиды могут играть роль сигнальных молекул	442	Персонализированная геномная медицина	485
Краткое содержание раздела	443	Аннотация генома — путь к его расшифровке	486
Ключевые термины	443	В геноме человека содержатся последовательности разных типов	486
Вопросы и задачи	443	Секвенирование генома дает информацию о природе человека	490
Биохимия в интернете	446	Сравнительный анализ геномов помогает идентифицировать гены, участвующие в возникновении заболеваний	492
Анализ экспериментальных данных	447		
9 Технологии на основе информации из ДНК	449		
9.1. Изучение генов и генных продуктов	450		
Гены можно изолировать клонированием ДНК	451		
Эндонуклеазы рестрикции и ДНК-лигазы создают рекомбинантную ДНК	451		
Клонирующие векторы позволяют амплифицировать встроенные сегменты ДНК	456		

Анализ генома рассказывает нам о нашем прошлом и позволяет заглянуть в будущее	496	10.3. Липиды как сигнальные вещества, кофакторы и пигменты	523
Дополнение 9-2. Знакомимся с ближайшими родственниками современного человека	498	Фосфатидилинозитолы и производные сфингозина работают как внутриклеточные сигналы	523
Краткое содержание раздела	499	Эйкозаноиды передают сигналы соседним клеткам	524
Ключевые термины	500	Стероидные гормоны передают сигналы между тканями	525
Вопросы и задачи	500	Сосудистые растения используют тысячи летучих сигнальных веществ	525
Анализ экспериментальных данных	503	Витамины А и D – предшественники гормонов	526
10 Липиды	505	Витамины Е и К и липидные хиноны – окислительно-восстановительные кофакторы	529
10.1. Запасные липиды	505	Долихолы активируют предшественников сахаров для биосинтеза	531
Жирные кислоты – производные углеводов	505	Многие природные пигменты – липиды с сопряженными двойными связями	531
Триацилглицерины – эфиры жирных кислот и глицерина	509	Поликетиды – природные соединения с мощным биологическим действием	532
Триацилглицерины обеспечивают запасание энергии и теплоизоляцию	509	Краткое содержание раздела	532
При частичном гидрировании кулинарного жира увеличивается его стабильность, но образуются жирные кислоты, вредные для здоровья	510	10.4. Методы анализа липидов	533
Воски служат хранилищами энергии и водоотталкивающими средствами	511	Для экстракции липидов требуются органические растворители	533
Краткое содержание раздела	512	Методом адсорбционной хроматографии разделяют липиды разной полярности	533
10.2. Структурные липиды в мембранах	512	Методом газовой хроматографии разделяют смеси летучих производных липидов	535
Глицерофосфолипиды – производные фосфатидной кислоты	513	Путем специфичного гидролиза можно определить строение липида	535
В некоторых фосфолипидах углеводородные цепи присоединены через простую эфирную связь	515	Методом масс-спектрометрии можно полностью расшифровать структуру липида	535
Хлоропласты содержат галактолипиды и сульфолипиды	516	Липидомика стремится каталогизировать все липиды и установить их функции	535
Археи содержат уникальные мембранные липиды	516	Краткое содержание раздела	537
Сфинголипиды – производные сфингозина	517	Ключевые термины	537
Сфинголипиды на поверхностях клеток – участки биологического распознавания	519	Вопросы и задачи	538
Фосфолипиды и сфинголипиды разрушаются в лизосомах	520	Анализ экспериментальных данных	540
Стерины имеют четыре конденсированных углеродных кольца	520	11 Биологические мембраны и транспорт	541
Дополнение 10-1. Медицина. Наследственные болезни человека, возникающие в результате аномального накопления мембранных липидов	521	11.1. Состав и строение мембран	542
Краткое содержание раздела	522	Каждый тип мембран содержит характерные липиды и белки	542

Все биологические мембраны обладают рядом фундаментальных свойств	543	Дополнение 11-1. Медицина. Нарушение транспорта глюкозы и воды при двух формах диабета	576
Липидный бислой — главный элемент структур биомембран	544	Активный транспорт приводит к перемещению веществ против градиента концентрации или электрохимического градиента	576
Три типа мембранных белков различаются по характеру их связи с мембраной	547	АТРазы Р-типа в каталитическом цикле подвергаются фосфорилированию	579
Многие интегральные мембранные белки пронизывают липидный бислой	548	АТРазы V-типа и F-типа — это АТР-зависимые протонные насосы	582
Гидрофобные участки интегральных белков связаны с мембранными липидами	549	АВС-транспортёры используют АТР для обеспечения активного транспорта множества субстратов	584
Топологию интегрального мембранного белка обычно можно предсказать по его последовательности	551	Дополнение 11-2. Медицина. Дефект ионных каналов при кистозном фиброзе	586
Ковалентно связанные липиды заякоривают некоторые мембранные белки	553	Ионные градиенты обеспечивают энергией вторичный активный транспорт	588
Амфитропные белки обратимо связаны с мембраной	555	Аквапорины образуют гидрофильные трансмембранные каналы для переноса воды	592
Краткое содержание раздела	555	Ион-селективные каналы делают возможным быстрое перемещение ионов через мембраны	595
11.2. Динамика мембран	556	Работу ионного канала можно изучать, измеряя электрические параметры	596
Ацильные группы внутри бислоя упорядочены в разной степени	556	Структура K ⁺ -канала раскрывает основу его специфичности	597
Для движения липидов через бислой необходим катализ	557	Потенциалзависимые ионные каналы играют ключевую роль в работе нейронов	599
Липиды и белки латерально диффундируют в бислое	559	Дефектные ионные каналы могут приводить к неблагоприятным физиологическим последствиям	602
Сфинголипиды и холестерин объединены в кластеры — мембранные рафты	561	Краткое содержание раздела	603
Искривление и слияние мембран играют ключевую роль во многих биологических процессах	563	Ключевые термины	604
Интегральные белки плазматической мембраны участвуют в клеточной адгезии, передаче сигналов и других клеточных процессах	566	Вопросы и задачи	605
Краткое содержание раздела	567	Биохимия в интернете	608
11.3. Транспорт веществ через мембраны	567	Анализ экспериментальных данных	609
Транспорт может быть пассивным или активным	569	12 Биосигнализация	611
Строение транспортёров и ионных каналов сходно, но действуют они по разным механизмам	570	12.1. Общие свойства систем передачи сигналов	611
В эритроцитах транспортёр глюкозы опосредует пассивный транспорт	571	Краткое содержание раздела	615
Хлорид-бикарбонатный обменник катализирует электронейтральный котранспорт анионов через плазматическую мембрану	574	12.2. Рецепторы, сопряженные с G-белками, и вторичные мессенджеры	615
		Система β-адренергического рецептора функционирует с участием вторичного мессенджера cAMP	616

Дополнение 12-1. G-белки: два молекулярных переключателя в организме здорового и больного человека	620	12.5. Рецепторные гуанилатциклазы, cGMP и протеинкиназа G	651
Существует несколько механизмов завершения β -адренергического ответа	623	Краткое содержание раздела	653
Десенсibilизация β -адренергического рецептора происходит в результате фосфорилирования или связывания с аррестином	625	12.6. Мультивалентные адаптерные белки и мембранные рафты	653
Циклический AMP действует как вторичный мессенджер для некоторых регуляторных молекул	627	Белковые модули узнают участки белков-партнеров, в составе которых есть фосфорилированные остатки Tyr, Ser или Thr, и связываются с ними	653
Дополнение 12-2. Методы. FRET: Биохимия, которую можно увидеть в живой клетке	630	Мембранные рафты и кавеолы могут обособлять сигнальные белки	657
Диацилглицерин, инозитолтрифосфат и Ca^{2+} служат вторичными мессенджерами	632	Краткое содержание раздела	657
Ионы кальция служат вторичным мессенджером для многих сигнальных путей	633	12.7. Регулируемые ионные каналы	658
Краткое содержание раздела	635	В передаче электрических сигналов в возбудимых клетках главную роль играют ионные каналы	658
12.3. GPCR в процессах зрения, обоняния и вкуса	637	Потенциалзависимые ионные каналы создают потенциалы действия в нейронах	659
В глазу позвоночных работает классический механизм GPCR	637	Нейроны содержат рецепторные каналы, которые отвечают на действие различных нейромедиаторов	661
Обоняние и вкус у позвоночных основаны на сигнальных механизмах, подобных механизмам зрительной системы	639	Токсины действуют на ионные каналы	661
Дополнение 12-3. Медицина. Цветовая слепота (нарушенное цветовосприятие): Джон Дальтон спланировал эксперимент, который был завершен более чем через столетие после его смерти	640	Краткое содержание раздела	661
Все системы, использующие GPCR, имеют общие свойства	641	12.8. Регуляция транскрипции гормонами, взаимодействующими с ядерными рецепторами	662
Краткое содержание раздела	643	Краткое содержание раздела	663
12.4. Рецепторные тирозинкиназы	644	12.9. Сигнализация у микроорганизмов и растений	663
Стимуляция инсулинового рецептора запускает каскад реакций фосфорилирования белков	644	Сигнализация у бактерий включает фосфорилирование в двухкомпонентной системе	664
Мембранный фосфолипид PIP_3 работает в одной из ветвей передачи сигнала инсулина	647	Сигнальные системы растений содержат компоненты сигнальных систем микроорганизмов и млекопитающих	665
Сигнальные системы связаны между собой сложным образом	649	Краткое содержание раздела	666
Краткое содержание раздела	650	12.10. Регуляция клеточного цикла протеинкиназами	666
		Клеточный цикл состоит из четырех стадий	666
		Уровень циклинзависимых протеинкиназ колеблется	667
		CDK регулируют клеточное деление путем фосфорилирования важных белков	671
		Краткое содержание раздела	672

12.11. Онкогены, гены опухолевых супрессоров и программируемая гибель клетки	672	Дефекты в генах опухолевых супрессоров приводят к устранению нормальных ограничителей клеточного деления	677
Онкогены – это мутантные формы генов белков, регулирующих клеточный цикл	673	Апоптоз – программируемая гибель клетки	679
Дополнение 12-4. Медицина. Разработка противоопухолевых лекарственных препаратов на основе ингибиторов протеинкиназ	673	Краткое содержание раздела	681
		Ключевые термины	681
		Вопросы и задачи	682
		Анализ экспериментальных данных	685
		Источники иллюстраций	687