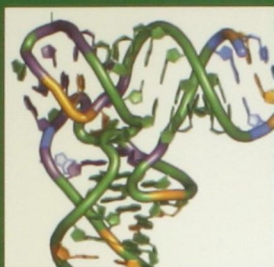


12-7874-5
5 изд. Т. 3

НА ДОМ НЕ ВЫДАЕТСЯ

ЛУЧШИЙ ЗАРУБЕЖНЫЙ УЧЕБНИК



Д. НЕЛЬСОН
М. КОКС


ОСНОВЫ БИОХИМИИ ЛЕНИНДЖЕРА

ПУТИ ПЕРЕДАЧИ
ИНФОРМАЦИИ

22-05289

ПЕРЕВОД НОВОГО ИЗДАНИЯ

3

 Лаборатория
ЗНАНИЙ



ЛУЧШИЙ ЗАРУБЕЖНЫЙ УЧЕБНИК

Д. Нельсон, М. Кокс

ОСНОВЫ БИОХИМИИ ЛЕНИНДЖЕРА

В трех томах

3

ПУТИ ПЕРЕДАЧИ
ИНФОРМАЦИИ

5-е издание,
переработанное и дополненное

Перевод с английского



Москва
Лаборатория знаний

УДК 578.1
ББК 28.072я73
Н49

Серия основана в 2006 г.
Переводчик: канд. хим. наук Т. П. Мосолова

Нельсон Д.

Н49 Основы биохимии Ленинджера : в 3 т. Т. 3 : Пути передачи информации / Д. Нельсон, М. Кокс ; пер. с англ. — 5-е изд., перераб. и доп. — М. : Лаборатория знаний, 2022. — 434 с. : ил. — (Лучший зарубежный учебник).

ISBN 978-5-00101-310-5 (Т. 3)

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 том 3 вошли часть III «Пути передачи информации», краткие решения задач и ответы на вопросы, предметно-именной указатель по материалу томов 1–3, а также принятые сокращения и словарь терминов. Обсуждаются основная догма молекулярной биологии и ее современное понимание, процессы передачи и хранения генетической информации (репликация, транскрипция, трансляция, репарация и рекомбинация), строение хромосом, механизмы ферментативных процессов, функции различных РНК в клетке, рибозимы, сплайсинг, альтернативный сплайсинг, процессинг. Подробно описаны биосинтез белка, его транспорт к месту назначения и системы расщепления в клетках; регуляция экспрессии генов у бактерий и эукариот. В каждой главе приведены примеры из медицины, молекулярной биологии и смежных областей, а также интересные задания и вопросы.

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 3

ПУТИ ПЕРЕДАЧИ ИНФОРМАЦИИ

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. 47,04. Заказ № ВЗК-01374-22.

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 978-5-00101-310-5 (Т. 3)
ISBN 978-5-00101-307-5

Краткое оглавление тома 1

Предисловие к русскому изданию

Краткое содержание трех томов

Об авторах

Несколько слов о науке

Предисловие

Благодарности

1 Основы биохимии

- 1.1. Принципы организации клетки
- 1.2. Химические основы
- 1.3. Физические основы
- 1.4. Генетические основы
- 1.5. Эволюционные основы

I СТРОЕНИЕ И КАТАЛИЗ

2 Вода

- 2.1. Слабые взаимодействия в водных средах
- 2.2. Диссоциация воды. Слабые кислоты и слабые основания
- 2.3. Роль буферных систем в поддержании рН в биологических системах
- 2.4. Вода как реагент
- 2.5. Живые организмы приспособлены к обитанию в водной среде

3 Аминокислоты, пептиды и белки

- 3.1. Аминокислоты
- 3.2. Пептиды и белки
- 3.3. Как работать с белками
- 3.4. Структура белка: первичная структура

4 Трехмерная структура белков

- 4.1. Обзор белковых структур
- 4.2. Вторичная структура белка
- 4.3. Третичная и четвертичная структуры белка
- 4.4. Денатурация и сворачивание (фолдинг) белка

5 Функции белков

- 5.1. Обратимое связывание белков с лигандами: белки, связывающие кислород
- 5.2. Комплементарное взаимодействие между белками и лигандами: иммунная система и иммуноглобулины
- 5.3. Энергозависимые взаимодействия белков: актин, миозин и молекулярные моторы

6 Ферменты

- 6.1. Введение
- 6.2. Как работают ферменты
- 6.3. Ферментативная кинетика как подход к пониманию механизма действия ферментов
- 6.4. Примеры ферментативных реакций
- 6.5. Регуляторные ферменты

7 Углеводы и гликобиология

- 7.1. Моносахариды и дисахариды
- 7.2. Полисахариды
- 7.3. Гликоконъюгаты: протеогликаны, гликопротеины и гликофинголипиды
- 7.4. Углеводы как информационные молекулы: сахарный код
- 7.5. Методы анализа углеводов

8 Нуклеотиды и нуклеиновые кислоты

- 8.1. Основные сведения
- 8.2. Строение нуклеиновых кислот
- 8.3. Химия нуклеиновых кислот
- 8.4. Другие функции нуклеотидов

9 Технологии на основе информации из ДНК

- 9.1. Изучение генов и генных продуктов
- 9.2. Методы с применением ДНК помогают понять функции белка
- 9.3. Геномика и история человечества

10 Липиды

- 10.1. Запасные липиды
- 10.2. Структурные липиды в мембранах
- 10.3. Липиды как сигнальные вещества, кофакторы и пигменты
- 10.4. Методы анализа липидов

11 Биологические мембраны и транспорт

- 11.1. Состав и строение мембран
- 11.2. Динамика мембран
- 11.3. Транспорт веществ через мембраны

12 Биосигнализация

- 12.1. Общие свойства систем передачи сигналов
- 12.2. Рецепторы, сопряженные с G-белками, и вторичные мессенджеры

- 12.3. GPCR в процессах зрения, обоняния и вкуса
- 12.4. Рецепторные тирозинкиназы
- 12.5. Рецепторные гуанилатциклазы, cGMP и протеинкиназа G
- 12.6. Мультивалентные адаптерные белки и мембранные рафты
- 12.7. Регулируемые ионные каналы
- 12.8. Регуляция транскрипции гормонами, взаимодействующими с ядерными рецепторами
- 12.9. Сигнализация у микроорганизмов и растений
- 12.10. Регуляция клеточного цикла протеинкиназами
- 12.11. Онкогены, гены опухолевых супрессоров и программируемая гибель клетки

Источники иллюстраций

II БИОЭНЕРГЕТИКА И МЕТАБОЛИЗМ

13 Основы биоэнергетики. Типы химических реакций

- 13.1. Биоэнергетика и термодинамика
 - 13.2. Химические основы биохимических реакций
 - 13.3. Перенос фосфорильных групп и АТФ
 - 13.4. Окислительно-восстановительные реакции в биологических системах
-

14 Гликолиз, глюконеогенез и пентозофосфатный путь

- 14.1. Гликолиз
 - 14.2. Метаболические пути, питающие гликолиз
 - 14.3. Превращение пирувата в анаэробных условиях: брожение
 - 14.4. Глюконеогенез
 - 14.5. Пентозофосфатный путь окисления глюкозы
-

15 Принципы регуляции метаболизма

- 15.1. Регуляция метаболических путей
 - 15.2. Анализ метаболического контроля
 - 15.3. Координированная регуляция гликолиза и глюконеогенеза
 - 15.4. Метаболизм гликогена в клетках животных
 - 15.5. Согласованная регуляция синтеза и расщепления гликогена
-

16 Цикл лимонной кислоты

- 16.1. Образование ацетил-СоА — активированного ацетата
 - 16.2. Реакции цикла лимонной кислоты
 - 16.3. Регуляция цикла лимонной кислоты
-

17 Катаболизм жирных кислот

- 17.1. Переваривание, мобилизация и транспорт жиров
 - 17.2. Окисление жирных кислот
 - 17.3. Кетоновые тела
-

18 Окисление аминокислот и образование мочевины

- 18.1. Метаболические пути аминогрупп
 - 18.2. Выделение азота и цикл мочевины
 - 18.3. Пути расщепления аминокислот
-

19 Окислительное фосфорилирование

- 19.1. Митохондриальная дыхательная цепь
 - 19.2. Синтез АТФ
 - 19.3. Регуляция окислительного фосфорилирования
 - 19.4. Роль митохондрий в термогенезе, синтезе стероидов и апоптозе
 - 19.5. Митохондриальные гены: их происхождение и последствия мутаций
-

20 Фотосинтез и биосинтез углеводов у растений

- 20.1. Поглощение света
- 20.2. Фотохимические реакционные центры
- 20.3. Синтез АТФ в процессе фотофосфорилирования
- 20.4. Эволюция кислородного фотосинтеза
- 20.5. Реакции ассимиляции углерода
- 20.6. Фотодыхание, C_4 - и САМ-пути
- 20.7. Биосинтез крахмала, сахарозы и целлюлозы
- 20.8. Интеграция углеводного метаболизма у растений

21 Биосинтез липидов

- 21.1. Биосинтез жирных кислот и эйкозаноидов
- 21.2. Биосинтез триацилглицеринов
- 21.3. Биосинтез мембранных фосфолипидов
- 21.4. Холестерин, стероиды и изопреноиды: биосинтез, регуляция и транспорт

22 Биосинтез аминокислот, нуклеотидов и связанных с их метаболизмом молекул

- 22.1. Общий обзор метаболизма азота
- 22.2. Биосинтез аминокислот
- 22.3. Производные аминокислот
- 22.4. Биосинтез и деградация нуклеотидов

23 Гормональная регуляция и интеграция метаболизма у млекопитающих

- 23.1. Гормоны: различные структуры для различных функций
- 23.2. Тканеспецифичный метаболизм: разделение функций
- 23.3. Гормональная регуляция энергетического метаболизма
- 23.4. Ожирение и регуляция массы тела
- 23.5. Ожирение, метаболический синдром и диабет II типа

Источники иллюстраций

III ПУТИ ПЕРЕДАЧИ ИНФОРМАЦИИ		
24 Гены и хромосомы	7	
24.1. Элементы хромосом	7	
Гены — это участки молекул ДНК, кодирующие полипептиды и молекулы РНК	8	
Молекулы ДНК гораздо длиннее клеток или вирусов, которые их содержат	9	
Гены и хромосомы эукариот очень сложно организованы	12	
Краткое содержание раздела	14	
24.2. Сверхспирализация ДНК	14	
Большинство клеточных ДНК раскручено	16	
Степень скручивания ДНК определяется топологическим параметром — порядком зацепления	18	
Топоизомеразы катализируют изменение порядка зацепления в ДНК	20	
Дополнение 24-1. Медицина. Лечение заболеваний путем ингибирования топоизомераз	24	
Для компактной упаковки ДНК нужна особая форма сверхспирализации	24	
Краткое содержание раздела	26	
24.3. Структура хромосом	27	
Хроматин состоит из ДНК и белков	27	
Гистоны — небольшие основные белки	28	
Нуклеосомы — основные структурные единицы хроматина	29	
Дополнение 24-2. Медицина. Эпигенетика, структура нуклеосом и варианты гистонов	32	
Нуклеосомы образуют структуры с более сложной организацией	34	
Структура конденсированных хромосом поддерживается SMC-белками	36	
Бактериальная ДНК тоже сложно организована	39	
Краткое содержание раздела	40	
Ключевые термины	40	
Вопросы и задачи	40	
Анализ экспериментальных данных	43	
25 Метаболизм ДНК	45	
25.1. Репликация ДНК	47	
Основные принципы репликации ДНК	48	
ДНК разрушается нуклеазами	50	
ДНК синтезируется ДНК-полимеразами	51	
Репликация — это очень точный процесс	53	
У <i>E. coli</i> не менее пяти ДНК-полимераз	55	
В репликации ДНК участвует множество ферментов и белковых факторов	58	
Репликация хромосомы <i>E. coli</i> происходит постадийно	58	
Репликация в клетках эукариот происходит похоже, но по более сложной схеме	67	
Вирусные ДНК-полимеразы — мишени для противовирусной терапии	69	
Краткое содержание раздела	69	
25.2. Репарация ДНК	69	
Онкологические заболевания связаны с мутациями	70	
Все клетки имеют несколько систем репарации ДНК	71	
Взаимодействие репликативных вилок с повреждениями в ДНК может запустить подверженный ошибкам синтез ДНК через повреждение	80	
Дополнение 25-1. Медицина. Репарация ДНК и рак	82	
Краткое содержание раздела	83	
25.3. Рекомбинация ДНК	84	
Функция гомологичной рекомбинации у бактерий — репарация ДНК	84	
У эукариот для правильного расхождения хромосом при мейозе требуется гомологичная рекомбинация	88	
Дополнение 25-2. Медицина. Почему важно правильное расхождение хромосом	91	
Рекомбинация при мейозе начинается с двухцепочечных разрывов	92	
Некоторые двухцепочечные разрывы устраняются путем негомологичного соединения концов	93	
Сайт-специфическая рекомбинация приводит к точным перестройкам ДНК	94	
Подвижные генетические элементы перемещаются из одного участка ДНК в другой	97	

Сборка генов иммуноглобулинов происходит путем рекомбинации	99	Полинуклеотидфосфорилаза образует случайные РНК-подобные полимеры	144
Краткое содержание раздела	101	Краткое содержание раздела	144
Ключевые термины	102	26.3. РНК-зависимый синтез РНК и ДНК	145
Вопросы и задачи	102	Обратная транскриптаза синтезирует ДНК с матрицы вирусной РНК	145
Анализ экспериментальных данных	105	Некоторые ретровирусы вызывают рак и СПИД	148
26 Метаболизм РНК	107	Дополнение 26-2. Медицина. Борьба со СПИДом с помощью ингибиторов обратной транскриптазы	149
26.1. ДНК-зависимый синтез РНК	108	Многие транспозоны, ретровирусы и интроны могут иметь общее эволюционное происхождение	150
РНК синтезирует РНК-полимераза	108	Теломераза – специализированная обратная транскриптаза	151
Синтез РНК начинается с промоторов	111	Некоторые РНК реплицируются РНК-зависимой РНК-полимеразой	153
Дополнение 26-1. Практическая биохимия.		Синтез РНК открывает важный подход к изучению происхождения жизни в «мире РНК»	154
РНК-полимераза оставляет свой след на промоторе	113	Дополнение 26-3. Практическая биохимия.	
Транскрипция регулируется на нескольких уровнях	116	Метод SELEX для получения РНК с заданными свойствами	156
Специфические последовательности подают сигнал прекращения синтеза РНК	116	Краткое содержание раздела	159
В клетках эукариот содержатся ядерные РНК-полимеразы трех типов	118	Ключевые термины	159
Для проявления активности РНК-полимеразы II требуются другие белковые факторы	118	Вопросы и задачи	159
Возможно селективное ингибирование ДНК-зависимой РНК-полимеразы	122	Биохимия в интернете	161
Краткое содержание раздела	123	Анализ экспериментальных данных	161
26.2. Процессинг РНК	123	27 Метаболизм белка	163
К 5'-концу эукариотической мРНК присоединяется кэп	124	27.1. Генетический код	164
Из ДНК в РНК транскрибируются и интроны, и экзоны	126	Генетический код был расшифрован с помощью искусственных мРНК	165
РНК катализирует сплайсинг интронов	126	Дополнение 27-1. Исключение, подтверждающее правило: природные вариации генетического кода	169
На 3'-конце молекулы мРНК эукариот имеются характерные структуры	130	Качение позволяет некоторым тРНК распознавать более одного кодона	172
Альтернативный процессинг РНК приводит к образованию нескольких продуктов одного гена	132	Генетический код устойчив к мутациям	174
Молекулы рРНК и тРНК тоже подвергаются процессингу	134	Считывание последовательности зависит от сдвига рамки и редактирования РНК	174
РНК со специализированными функциями подвергаются различным вариантам процессинга	138	Краткое содержание раздела	177
РНК-ферменты катализируют некоторые реакции метаболизма РНК	140	27.2. Синтез белков	179
мРНК в клетке разрушаются с разной скоростью	143	Синтез белка происходит в пять стадий	179

Рибосома — сложная надмолекулярная машина	180	Краткое содержание раздела	224
Транспортные РНК имеют характерные структурные особенности	183	Ключевые термины	225
Стадия 1: аминоацил-тРНК-синтетазы присоединяют определенные аминокислоты к соответствующим молекулам тРНК	185	Вопросы и задачи	225
Стадия 2: синтез белка инициирует определенная аминокислота	190	Анализ экспериментальных данных	228
Дополнение 27-2. Естественное и искусственное расширение генетического кода	191	28 Регуляция экспрессии генов	231
Стадия 3: пептидные связи образуются на стадии элонгации	199	28.1. Принципы генной регуляции	232
Стадия 4: для прекращения синтеза полипептида нужен специальный сигнал	202	РНК-полимераза связывается с ДНК в области промоторов	233
Дополнение 27-3. Индуцированные вариации генетического кода: нонсенс-супрессия	203	Инициация транскрипции регулируется белками и РНК	233
Стадия 5: вновь синтезированные полипептиды сворачиваются и процессируются	206	Многие бактериальные гены собраны в кластеры и регулируются в виде оперонов	236
Рибосомный профайлинг позволяет получить «мгновенный снимок» клеточной трансляции	208	Отрицательная регуляция лактозного оперона	237
Многие антибиотики и токсины ингибируют синтез белка	209	Регуляторные белки содержат специальные ДНК-связывающие домены	239
Краткое содержание раздела	211	Регуляторные белки содержат также домены, ответственные за взаимодействия белка с белком	243
27.3. Транспорт и расщепление белков	212	Краткое содержание раздела	245
Посттрансляционная модификация многих эукариотических белков начинается в эндоплазматическом ретикулуме	212	28.2. Регуляция экспрессии генов у бактерий	246
Гликозилирование играет ключевую роль в транспорте белка	214	Положительная регуляция <i>lac</i> -оперона	246
Сигнальные последовательности ядерных белков не отщепляются	216	Многие гены ферментов биосинтеза аминокислот регулируются путем аттенюации транскрипции	248
Бактерии тоже используют сигнальные последовательности для транспорта белков	219	При индукции SOS-ответа происходит разрушение репрессорных белков	251
Белки проникают в клетки путем опосредованного рецепторами эндоцитоза	221	Синтез рибосомных белков скоординирован с синтезом рРНК	252
Расщепление белков во всех клетках осуществляется специализированными системами	222	Функция некоторых мРНК регулируется малыми РНК по <i>цис</i> - или <i>транс</i> -механизму	254
		Некоторые гены регулируются путем генетической рекомбинации	256
		Краткое содержание раздела	257
		28.3. Регуляция экспрессии генов у эукариот	259
		Транскрипционно активный хроматин по структуре отличается от неактивного хроматина	259
		Многие эукариотические промоторы подвергаются положительной регуляции	262

ДНК-связывающие активаторы и коактиваторы способствуют сборке основных факторов транскрипции	263	Стволовые клетки имеют контролируемый потенциал развития	283
Гены метаболизма галактозы в дрожжах подвергаются и положительной, и отрицательной регуляции	267	Дополнение 28-1. О плавниках, крыльях и клювах	286
Активаторы транскрипции имеют модульное строение	268	Краткое содержание раздела	288
Экспрессия эукариотических генов может регулироваться внеклеточными и внутриклеточными сигналами	270	Ключевые термины	288
Регуляция может осуществляться путем фосфорилирования ядерных факторов транскрипции	272	Вопросы и задачи	289
Трансляция многих эукариотических мРНК подавляется	273	Анализ экспериментальных данных	290
Посттранскрипционный сайленсинг гена опосредован интерференцией РНК	274	Источники иллюстраций	293
У эукариот реализуется несколько вариантов РНК-опосредованной регуляции экспрессии генов	275	Принятые в биохимии сокращения и аббревиатуры	296
		Краткие решения задач и ответы на вопросы	300
		Глоссарий	357
		Предметно-именной указатель	391
		Краткое оглавление тома 1	427
		Краткое оглавление тома 2	429