

УДК 578.1  
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., электрон. — М. : Лаборатория знаний, 2022. — 746 с. — (Лучший зарубежный учебник). — Систем. требования: Adobe Reader XI ; экран 10". — Загл. с титул. экрана. — Текст : электронный.

ISBN 978-5-93208-607-0 (Т. 1)

ISBN 978-5-93208-606-3

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

**Деривативное издание на основе печатного аналога:** 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.

**В соответствии со ст. 1299 и 1301 ГК РФ при устранении ограничений, установленных техническими средствами защиты авторских прав, правообладатель вправе требовать от нарушителя возмещения убытков или выплаты компенсации**

ISBN 978-5-93208-607-0 (Т. 1)  
ISBN 978-5-93208-606-3

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,  
2017

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

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
<b>Краткое содержание раздела</b>	70	<b>Краткое содержание раздела</b>	101
Ключевые термины	70	<b>2.3. Роль буферных систем в поддержании pH в биологических системах</b>	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
<b>I СТРОЕНИЕ И КАТАЛИЗ</b>		Слабые кислоты и основания служат буферами в клетках и тканях	104
<b>2 Вода</b>	79	Диабет при отсутствии лечения может приводить к угрожающему состоянию — ацидозу	107
<b>2.1. Слабые взаимодействия в водных средах</b>	79	<b>Дополнение 2-1. Медицина. Сам себе подопытный кролик (Не пытайтесь повторить этот опыт!)</b>	108
Необычные свойства воды обусловлены наличием водородных связей	80	<b>Краткое содержание раздела</b>	109
Вода образует водородные связи с полярными растворенными веществами	82	<b>2.4. Вода как реагент</b>	109
Между водой и заряженными веществами существуют электростатические взаимодействия	83	<b>Краткое содержание раздела</b>	110
При растворении кристаллических веществ энтропия возрастает	84	<b>2.5. Живые организмы приспособлены к обитанию в водной среде</b>	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	<b>3 Аминокислоты, пептиды и белки</b>	117
Растворенные вещества изменяют свойства воды	91	<b>3.1. Аминокислоты</b>	118
<b>Краткое содержание раздела</b>	94	Строение аминокислот.	118
<b>2.2. Диссоциация воды. Слабые кислоты и слабые основания</b>	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.**

<b>Поглощение света: закон Ламберта–Бера</b>	<b>125</b>
«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
<b>Краткое содержание раздела</b>	<b>131</b>

**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
<b>Краткое содержание раздела</b>	<b>134</b>

**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
<b>Краткое содержание раздела</b>	<b>145</b>

**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
<b>Дополнение 3-2. Консенсусные последовательности и логотип последовательности (Sequence logos)</b>	<b>157</b>
<b>Краткое содержание раздела</b>	<b>161</b>
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
<b>Краткое содержание раздела</b>	<b>177</b>

**4.2. Вторичная структура белка 178**

α-Спираль — это распространенный вид вторичной структуры белка	178
<b>Дополнение 4-1. Методы. Как отличить правую спираль от левой?</b>	<b>180</b>
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
<b>Краткое содержание раздела</b>	<b>185</b>

**4.3. Третичная и четвертичная структуры белка 186**

Фибриллярные белки приспособлены для выполнения структурной функции	186
<b>Дополнение 4-2. Перманентная завивка волос — пример биохимической технологии</b>	<b>188</b>

<b>Дополнение 4-3. Медицина. Почему морякам, путешественникам и студентам нужно есть свежие фрукты и овощи</b>	<b>190</b>	Глобины — семейство белков, связывающих кислород	<b>230</b>
Разнообразие структур отражает функциональное многообразие глобулярных белков	194	В миоглобине один участок связывания кислорода	230
<b>Дополнение 4-4. Protein Data Bank</b>	<b>194</b>	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
<b>Дополнение 4-5. Методы. Методы определения трехмерной структуры белка</b>	<b>198</b>	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
<b>Краткое содержание раздела</b>	<b>207</b>	<b>Дополнение 5-1. Медицина. Угарный газ: невидимый убийца</b>	<b>242</b>
<b>4.4. Денатурация и сворачивание (фолдинг) белка</b>	<b>208</b>	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	<b>Краткое содержание раздела</b>	<b>250</b>
Нарушения сворачивания белка — молекулярная основа ряда генетических заболеваний человека	216	<b>5.2. Комплементарные взаимодействия между белками и лигандами: иммунная система и иммуноглобулины</b>	<b>251</b>
<b>Дополнение 4-6. Медицина. Смерть из-за неправильного сворачивания белка: прионные болезни</b>	<b>218</b>	В иммунном ответе участвуют специализированные клетки и белки	252
<b>Краткое содержание раздела</b>	<b>220</b>	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	<b>Краткое содержание раздела</b>	<b>258</b>
Анализ экспериментальных данных	225	<b>5.3. Энергозависимые взаимодействия белков: актин, миозин и молекулярные моторы</b>	<b>258</b>
<b>5 Функции белков</b>	<b>227</b>	Миозин и актин — основные белки мышц	259
<b>5.1. Обратимое связывание белков с лигандами: белки, связывающие кислород</b>	<b>228</b>	Упорядоченные структуры тонких и толстых нитей образуются при участии других белков	260
Кислород связывается с простетической группой — гемом	228		

Толстые нити миозина скользят по тонким нитям актина	262	Зависимость ферментативной активности от pH	296
<b>Краткое содержание раздела</b>	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	<b>Дополнение 6-2. Кинетические методы определения типа ингибирования</b>	300
Биохимия в интернете	267	<b>Дополнение 6-3. Медицина. Лечение африканского трипаносомоза (сонной болезни) с помощью биохимического «тройного коня»</b>	304
Анализ экспериментальных данных	267	<b>Краткое содержание раздела</b>	306
<b>6 Ферменты</b>	<b>269</b>	<b>6.4. Примеры ферментативных реакций</b>	<b>306</b>
<b>6.1. Введение</b>	<b>270</b>	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	Индукционное соответствие при связывании субстрата с гексокиназой	314
<b>Краткое содержание раздела</b>	273	Механизм реакции енолазы требует присутствия ионов металла	315
<b>6.2. Как работают ферменты</b>	<b>273</b>	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	<b>Краткое содержание раздела</b>	322
Некоторые принципы, объясняющие высокую каталитическую активность и специфичность ферментов	277	<b>6.5. Регуляторные ферменты</b>	<b>322</b>
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
<b>Краткое содержание раздела</b>	285	Фосфорилирование влияет на строение и каталитическую активность белков	327
<b>6.3. Ферментативная кинетика как подход к пониманию механизма действия ферментов</b>	<b>286</b>	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		
<b>Дополнение 6-1. Преобразование уравнения Михаэлиса–Ментен: график в двойных обратных координатах</b>	<b>290</b>		
Использование кинетических параметров для сравнения активностей ферментов	290		
Многие ферменты катализируют реакции с участием двух и более субстратов	293		



## [734] Оглавление

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

Многие молекулы РНК имеют более сложные трехмерные структуры	415	При экспрессии клонированных генов можно увеличить продукцию белка	461
<b>Краткое содержание раздела</b>	418	Существует множество систем, предназначенных для экспрессии рекомбинантных белков	462
<b>8.3. Химия нуклеиновых кислот</b>	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	<b>Краткое содержание раздела</b>	470
Химический синтез ДНК автоматизирован	425	<b>9.2. Методы с применением ДНК помогают понять функции белков</b>	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
<b>Дополнение 8-1. Мощный инструмент судебной медицины</b>	432	Белок-белковые взаимодействия помогают выявить функцию белка	476
<b>Краткое содержание раздела</b>	439	Микрочипы ДНК помогают выявить паттерны экспрессии РНК и другую информацию	479
<b>8.4. Другие функции нуклеотидов</b>	439	Инактивация или изменение генов с помощью CRISPR помогает установить их функцию	480
Нуклеотиды переносят химическую энергию в клетке	439	<b>Краткое содержание раздела</b>	483
Адениновые нуклеотиды входят в состав многих кофакторов ферментов	440	<b>9.3. Геномика и история человечества</b>	483
Некоторые нуклеотиды могут быть регуляторными молекулами	442	<b>Дополнение 9-1. Медицина.</b>	
Адениновые нуклеотиды могут играть роль сигнальных молекул	442	<b>Персонализированная геномная медицина</b>	485
<b>Краткое содержание раздела</b>	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		
<b>9 Технологии на основе информации из ДНК</b>	449		
<b>9.1. Изучение генов и генных продуктов</b>	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	<b>10.3. Липиды как сигнальные вещества, кофакторы и пигменты</b>	<b>523</b>
<b>Дополнение 9-2. Знакомимся с ближайшими родственниками современного человека</b>	<b>498</b>	Фосфатидилинозитолы и производные сфингозина работают как внутриклеточные сигналы	523
<b>Краткое содержание раздела</b>	<b>499</b>	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
<b>10 Липиды</b>	<b>505</b>	Витамины Е и К и липидные хиноны — окислительно-восстановительные кофакторы	529
<b>10.1. Запасные липиды</b>	<b>505</b>	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	<b>Краткое содержание раздела</b>	<b>532</b>
При частичном гидрировании кулинарного жира увеличивается его стабильность, но образуются жирные кислоты, вредные для здоровья	510	<b>10.4. Методы анализа липидов</b>	<b>533</b>
Воски служат хранилищами энергии и водоотталкивающими средствами	511	Для экстракции липидов требуются органические растворители	533
<b>Краткое содержание раздела</b>	<b>512</b>	Методом адсорбционной хроматографии разделяют липиды разной полярности	533
<b>10.2. Структурные липиды в мембранах</b>	<b>512</b>	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	<b>Краткое содержание раздела</b>	<b>537</b>
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	<b>11 Биологические мембраны и транспорт</b>	<b>541</b>
<b>Дополнение 10-1. Медицина.</b>		<b>11.1. Состав и строение мембран</b>	<b>542</b>
<b>Наследственные болезни человека, возникающие в результате аномального накопления мембранных липидов</b>	<b>521</b>	Каждый тип мембран содержит характерные липиды и белки	542
<b>Краткое содержание раздела</b>	<b>522</b>		

Все биологические мембраны обладают рядом фундаментальных свойств	543	<b>Дополнение 11-1. Медицина. Нарушение транспорта глюкозы и воды при двух формах диабета</b>	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	<b>Дополнение 11-2. Медицина. Дефект ионных каналов при кистозном фиброзе</b>	586
Ковалентно связанные липиды закоривают 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
<b>Краткое содержание раздела</b>	555	Ион-селективные каналы делают возможным быстрое перемещение ионов через мембраны	595
<b>11.2. Динамика мембран</b>	556	Работу ионного канала можно изучать, измеряя электрические параметры	596
Ацильные группы внутри бислоя упорядочены в разной степени	556	Структура К <sup>+</sup> -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 бислой	559	Дефектные ионные каналы могут приводить к неблагоприятным физиологическим последствиям	602
Сфинголипиды и холестерин объединены в кластеры — мембранные рафты	561	<b>Краткое содержание раздела</b>	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
<b>Краткое содержание раздела</b>	567	Биохимия в интернете	608
<b>11.3. Транспорт веществ через мембраны</b>	567	Анализ экспериментальных данных	609
Транспорт может быть пассивным или активным	569	<b>12 Биосигнализация</b>	611
Строение транспортеров и ионных каналов сходно, но действуют они по разным механизмам	570	<b>12.1. Общие свойства систем передачи сигналов</b>	611
В эритроцитах транспортер глюкозы опосредует пассивный транспорт	571	<b>Краткое содержание раздела</b>	615
Хлорид-бикарбонатный обменник катализирует электронейтральный котранспорт анионов через плазматическую мембрану	574	<b>12.2. Рецепторы, сопряженные с G-белками, и вторичные мессенджеры</b>	615
		Система β-адренергического рецептора функционирует с участием вторичного мессенджера cAMP	616

<b>Дополнение 12-1. G-белки: два молекулярных переключателя в организме здорового и больного человека</b>	620	<b>12.5. Рецепторные гуанилатциклазы, cGMP и протеинкиназа G</b>	651
Существует несколько механизмов завершения $\beta$ -адренергического ответа	623	<b>Краткое содержание раздела</b>	653
Десенсibilизация $\beta$ -адренергического рецептора происходит в результате фосфорилирования или связывания с аррестином	625	<b>12.6. Мультивалентные адаптерные белки и мембранные рафты</b>	653
Циклический АМР 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
<b>Дополнение 12-2. Методы. FRET: Биохимия, которую можно увидеть в живой клетке</b>	630	Мембранные рафты и кавеолы могут обособлять сигнальные белки	657
Диацилглицерин, инозитолтрисфосфат и $\text{Ca}^{2+}$ служат вторичными мессенджерами	632	<b>Краткое содержание раздела</b>	657
Ионы кальция служат вторичным мессенджером для многих сигнальных путей	633	<b>12.7. Регулируемые ионные каналы</b>	658
<b>Краткое содержание раздела</b>	635	В передаче электрических сигналов в возбудимых клетках главную роль играют ионные каналы	658
<b>12.3. GPCR в процессах зрения, обоняния и вкуса</b>	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
<b>Дополнение 12-3. Медицина. Цветовая слепота (нарушенное цветовосприятие): Джон Дальтон спланировал эксперимент, который был завершен более чем через столетие после его смерти</b>	640	<b>Краткое содержание раздела</b>	661
Все системы, использующие GPCR, имеют общие свойства	641	<b>12.8. Регуляция транскрипции гормонами, взаимодействующими с ядерными рецепторами</b>	662
<b>Краткое содержание раздела</b>	643	<b>Краткое содержание раздела</b>	663
<b>12.4. Рецепторные тирозинкиназы</b>	644	<b>12.9. Сигнализация у микроорганизмов и растений</b>	663
Стимуляция инсулинового рецептора запускает каскад реакций фосфорилирования белков	644	Сигнализация у бактерий включает фосфорилирование в двухкомпонентной системе	664
Мембранный фосфолипид $\text{PIP}_3$ 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	<b>Краткое содержание раздела</b>	666
<b>Краткое содержание раздела</b>	650	<b>12.10. Регуляция клеточного цикла протеинкиназами</b>	666
		Клеточный цикл состоит из четырех стадий	666
		Уровень циклинзависимых протеинкиназ колеблется	667
		CDK регулируют клеточное деление путем фосфорилирования важных белков	671
		<b>Краткое содержание раздела</b>	672

**12.11. Онкогены, гены опухолевых супрессоров и программируемая гибель клетки**

Онкогены — это мутантные формы генов белков, регулирующих клеточный цикл	672
<b>Дополнение 12-4. Медицина. Разработка противоопухолевых лекарственных препаратов на основе ингибиторов протеинкиназ</b>	673

Дефекты в генах опухолевых супрессоров приводят к устранению нормальных ограничителей клеточного деления	677
Апоптоз — программируемая гибель клетки	679
<b>Краткое содержание раздела</b>	681
Ключевые термины	681
Вопросы и задачи	682
Анализ экспериментальных данных	685
<b>Источники иллюстраций</b>	687
<b>Предметно-именной указатель</b>	693