



ЛУЧШИЙ ЗАРУБЕЖНЫЙ УЧЕБНИК

**Д. Нельсон  
М. Кокс**

# **ОСНОВЫ БИОХИМИИ ЛЕНИНДЖЕРА**

**В трех томах**

# **1**

## **ОСНОВЫ БИОХИМИИ СТРОЕНИЕ И КАТАЛИЗ**

Издание 4-е, исправленное, электронное

Перевод с английского  
канд. хим. наук Т. П. Мосоловой  
канд. хим. наук Е. М. Молочкиной  
канд. биол. наук В. В. Белова

под редакцией  
академика РАН А. А. Богданова  
и член-корр. РАН С. Н. Кочеткова



Москва  
Лаборатория знаний  
2020

УДК 578.1  
ББК 28.072я73  
Н49

*Серия основана в 2006 г.*

**Нельсон Д.**

Н49 Основы биохимии Ленинджера : в 3 т. Т. 1 : Основы биохимии, строение и катализ / Д. Нельсон, М. Кокс ; пер. с англ. — 4-е изд., электрон. — М. : Лаборатория знаний, 2020. — 749 с. — (Лучший зарубежный учебник). — Систем. требования: Adobe Reader XI ; экран 10". — Загл. с титул. экрана. — Текст : электронный.

ISBN 978-5-00101-864-3 (Т. 1)

ISBN 978-5-00101-863-6

В учебном издании, написанном американскими учеными, которые получили признание как талантливые преподаватели университетского уровня, рассмотрены современные концепции биохимии в соответствии с изменившейся идеологией этой науки.

В томе 1 рассмотрены основы биохимии, связь строения биомолекул с их реакционной и каталитической активностью, строение и функции биомембран, механизмы биосигнализации.

Для студентов биологических, химических и медицинских вузов, а также 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. — 4-е изд. — М. : Лаборатория знаний, 2020. — 704 с. : ил. — (Лучший зарубежный учебник). — ISBN 978-5-00101-246-7 (Т. 1); ISBN 978-5-00101-245-0.

**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 978-5-00101-864-3 (Т. 1)  
ISBN 978-5-00101-863-6

First published in the United States  
by W. H. FREEMAN AND COMPANY,  
New York  
Copyright© 2008 by W. H. Freeman and Company  
All rights reserved.  
© Перевод на русский язык,  
Лаборатория знаний, 2015

Предисловие к русскому изданию	5	Дополнение 1–2. Луи Пастер и оптическая активность: <i>In vino veritas</i>	37
Краткое содержание трех томов	6	Взаимодействия между биомолекулами являются стереоспецифическими	38
Об авторах книги	7	Краткое содержание	40
Несколько слов о науке	9	<b>1.3. Физические основы биохимии</b>	<b>40</b>
Предисловие	11	Живые организмы находятся в динамическом стационарном состоянии, но не в равновесии с окружающей средой	40
Благодарности	12	Организмы перерабатывают энергию и вещества из окружающей среды	41
<b>1 Основы биохимии</b>	<b>15</b>	<b>Дополнение 1–3. Энтропия: преимущество беспорядка</b>	<b>42</b>
<b>1.1. Принципы организации клетки</b>	<b>17</b>	Поток электронов обеспечивает организм энергией	43
Клетки являются структурными и функциональными единицами всех живых организмов	17	Создание и поддержание порядка требуют совершения работы и затрат энергии	43
Размеры клеток лимитированы диффузией кислорода	18	Энергетическое сопряжение в биологических реакциях	44
Существуют три царства живых организмов	19	На возможность самопроизвольного протекания реакции указывают $K_{eq}$ и $\Delta G^\circ$	47
Бактерия <i>Escherichia coli</i> — наиболее изученная бактерия	20	Ферменты способствуют ускорению химических реакций	47
Эукариотические клетки содержат разнообразные мембраносвязанные органеллы, которые можно выделить и исследовать	24	Сбалансированная и экономичная работа клетки достигается путем регуляции метаболизма	49
Цитоплазма имеет цитоскелет и обладает динамическими свойствами	24	Краткое содержание	50
В клетках существуют надмолекулярные структуры	25	<b>1.4. Генетические основы биохимии</b>	<b>50</b>
В исследованиях <i>in vitro</i> можно не заметить важных взаимодействий между молекулами	27	Генетическая информация (наследственность) заключена в молекулах ДНК	51
Краткое содержание	28	Структура ДНК позволяет осуществлять репликацию и репарацию с почти абсолютной точностью	52
<b>1.2. Химические основы биохимии</b>	<b>28</b>	Линейная последовательность ДНК кодирует белки с трехмерной структурой	53
Биомолекулы представляют собой органические соединения, содержащие различные функциональные группы	29	Краткое содержание	53
Клетки содержат универсальный набор небольших молекул	32	<b>1.5. Эволюционные основы биохимии</b>	<b>54</b>
Основными компонентами клеток являются макромолекулы	32	Изменения наследственной информации создают возможность для эволюции	54
<b>Дополнение 1–1. Абсолютная и относительная молекулярная масса.</b>		Биомолекулы возникли в процессе химической эволюции	55
<b>Единицы измерения</b>	32		
Трехмерная структура характеризуется конфигурацией и конформацией	33		

РНК и схожие с ней предшественники могли быть первыми генами и катализаторами	56
Биологическая эволюция началась более трех с половиной миллиардов лет назад	57
Первые клетки, вероятно, были хемогетеротрофами	58
Эукариотические клетки возникли в несколько стадий из более простых предшественников	59
Молекулярное строение раскрывает эволюционные связи	60
Функциональная геномика указывает назначение генов в специфических клеточных процессах	62
Сравнительный анализ геномов играет все большую роль в биологии человека и медицине	62
<b>Краткое содержание</b>	63
<b>Ключевые термины</b>	63
<b>Дополнительная литература</b> для дальнейшего изучения	63
<b>Вопросы и задачи</b>	65
<b>Анализ экспериментальных данных</b>	68

## I СТРОЕНИЕ И КАТАЛИЗ

### 2 Вода 73

<b>2.1. Слабые взаимодействия в водных средах</b>	<b>73</b>
Необычные свойства воды обусловлены наличием водородных связей	74
Вода образует водородные связи с полярными растворенными веществами	76
Между водой и заряженными веществами существуют электростатические взаимодействия	77
При растворении кристаллических веществ энтропия возрастает	79
Неполярные газы плохо растворяются в воде	79
Неполярные вещества при растворении вызывают энергетически невыгодные изменения в структуре воды	79

Ван-дер-ваальсовы взаимодействия обусловлены слабыми силами межатомного притяжения	82
Слабые взаимодействия играют очень важную роль в структуре и функциях макромолекул	82
Растворенные вещества изменяют свойства воды	84
<b>Краткое содержание</b>	88

### 2.2. Диссоциация воды. Слабые кислоты и слабые основания 89

В чистой воде мало ионов	89
Диссоциацию воды можно охарактеризовать величиной константы равновесия	90
Шкала pH: обозначения концентраций ионов $H^+$ и $OH^-$	91
Слабые кислоты и основания характеризуются константами диссоциации	93
Значения $pK_a$ слабых кислот можно определить из кривых титрования	94
<b>Краткое содержание</b>	96

### 2.3. Роль буферных систем в поддержании pH в биологических системах 96

Буферы — это смеси слабых кислот и сопряженных оснований	97
Уравнение Хендерсона–Хассельбаха. pH, $pK_a$ и концентрации компонентов в буферной системе связаны простым соотношением	98
Слабые кислоты и основания служат буферами в клетках и тканях	98
При отсутствии лечения диабет приводит к угрожающему состоянию — ацидозу	102

<b>Дополнение 2–1. Медицина. Побить немного кроликом (Не пытайтесь повторить этот опыт!)</b>	103
<b>Краткое содержание</b>	104

### 2.4. Участие воды в реакциях 104

<b>Краткое содержание</b>	105
---------------------------	-----

### 2.5. Живые организмы приспособлены к водной среде 105

Ключевые термины	106
Дополнительная литература для дальнейшего изучения	106
Вопросы и задачи	107
Анализ экспериментальных данных	111

### 3 Аминокислоты, пептиды и белки 113

#### 3.1. Аминокислоты 114

Структура аминокислот.	
Общие закономерности	114
Аминокислотные остатки в белках являются L-стереоизомерами	118
Классификация аминокислот на основании их R-групп	118
«Нестандартные» аминокислоты также выполняют важные функции	120

#### Дополнение 3–1. Практическая биохимия. Поглощение света: закон Ламберта–Бера 121

Аминокислоты могут действовать как кислоты или основания	123
Аминокислоты имеют характерные кривые титрования	123
По кривой титрования можно предсказать электрический заряд аминокислоты	125
Аминокислоты различаются по кислотно-основным свойствам	126

#### Краткое содержание 127

#### 3.2. Пептиды и белки 127

Пептиды — это цепочки из аминокислот	127
Пептиды различаются по способности переходить в ионную форму	128
Биологически активные пептиды и полипептиды сильно различаются по размерам и составу	129
Некоторые белки имеют в составе не только аминокислотные остатки, но и другие группы	131
Краткое содержание	131

#### 3.3. Как работать с белками 132

Белки можно разделить и очистить	132
Белки можно разделить и охарактеризовать методом электрофореза	136
Возможность контролировать содержание белка в неразделенных смесях	139
Краткое содержание	140

#### 3.4. Структура белка: первичная структура 141

Функция белка зависит от аминокислотной последовательности	142
Уже расшифрованы аминокислотные последовательности миллионов белков	142
Короткие полипептиды секвенируют с помощью автоматических секвенаторов	143
Крупные белки перед секвенированием необходимо разделить на фрагменты	145
Аминокислотную последовательность можно вывести на основании других данных	148

#### Дополнение 3–2. Практическая биохимия. Масс-спектрометрические методы при изучении белков 149

Небольшие пептиды и белки можно синтезировать химическим путем	152
Аминокислотная последовательность служит источником важной биохимической информации	154

#### Дополнение 3–3. Консенсусные последовательности и Sequence logos 155

Белковая последовательность проливает свет на развитие жизни на Земле	156
Краткое содержание	161

#### Ключевые термины 161

#### Дополнительная литература для дальнейшего изучения 161

#### Вопросы и задачи 162

#### Анализ экспериментальных данных 168

<b>4</b>	<b>Трехмерная структура белков</b>	<b>171</b>
<b>4.1.</b>	<b>Обзор белковых структур</b>	<b>172</b>
	Конформация белка в значительной степени стабилизирована слабыми взаимодействиями	172
	Пептидные связи обладают жесткостью и плоской конфигурацией	174
	<b>Краткое содержание</b>	177
<b>4.2.</b>	<b>Вторичная структура белка</b>	<b>177</b>
	$\alpha$ -Спираль — это распространенный вид вторичной структуры белка	177
	<b>Дополнение 4–1. Методы. Как отличить правую спираль от левой?</b>	179
	Последовательность аминокислот влияет на стабильность $\alpha$ -спирали	179
	Участки полипептидных цепей с $\beta$ -конформацией образуют $\beta$ -слои	181
	В белковой структуре часто встречаются $\beta$ -повороты	182
	Вторичные структуры белка характеризуются определенными углами связей	183
	Вторичные структуры можно идентифицировать с помощью метода кругового дихроизма	184
	<b>Краткое содержание</b>	184
<b>4.3.</b>	<b>Третичная и четвертичная структуры белка</b>	<b>184</b>
	Фибриллярные белки адаптированы для выполнения структурной функции	185
	<b>Дополнение 4–2. Перманентная завивка волос — пример биохимической технологии</b>	187
	<b>Дополнение 4–3. Медицина. Почему морякам, путешественникам и студентам нужно есть свежие фрукты и овощи</b>	189
	Разнообразие структуры отражает функциональное многообразие глобулярных белков	192
	<b>Дополнение 4–4. Protein Data Bank</b>	193
	Исследование структуры миоглобина позволило подобрать первые ключи к разгадке глобулярной структуры белка	194

	Глобулярные белки имеют разные типы третичной структуры	195
	<b>Дополнение 4–5. Методы. Методы определения трехмерной структуры белка</b>	196
	Белковые мотивы — основа классификации белковых структур	202
	Четвертичная структура белка варьирует от простых димеров до больших комплексов	205
	<b>Краткое содержание</b>	208
<b>4.4.</b>	<b>Денатурация и фолдинг белка</b>	<b>208</b>
	Нарушение структуры приводит к потере белком своих функций	208
	Аминокислотная последовательность определяет трехмерную структуру	209
	Свертывание полипептидной цепи происходит быстро и поэтапно	210
	Фолдинг некоторых белков протекает при участии молекулярных шаперонов	212
	Нарушения фолдинга белка могут быть причиной целого ряда генетических заболеваний человека	215
	<b>Дополнение 4–6. Медицина. Смерть из-за неправильного сворачивания белка: прионы</b>	217
	<b>Краткое содержание</b>	219
	<b>Ключевые термины</b>	219
	<b>Дополнительная литература для дальнейшего изучения</b>	219
	<b>Вопросы и задачи</b>	220
	<b>Биохимия в Интернете</b>	223
	<b>Анализ экспериментальных данных</b>	223

---

## **5** **Функции белков** **225**

---

<b>5.1.</b>	<b>Обратимое связывание белков с лигандами: белки, связывающие кислород</b>	<b>226</b>
	Кислород связывается с протетической группой — гемом	226
	В миоглобине один участок связывания кислорода	228
	Количественное описание взаимодействий белков с лигандами	229

Структура белка влияет на связывание с лигандом	232	Упорядоченные структуры тонких и толстых нитей образуются при участии других белков	258
Гемоглобин переносит кислород в крови	233	Толстые нити миозина скользят по тонким нитям актина	260
Субъединицы гемоглобина имеют структуру, сходную со структурой миоглобина	233	<b>Краткое содержание</b>	262
Связывание кислорода сопровождается структурными перестройками гемоглобина	235	<b>Ключевые термины</b>	262
Связывание кислорода с гемоглобином — кооперативный процесс	237	<b>Дополнительная литература для дальнейшего изучения</b>	262
Кооперативное связывание лиганда можно описать количественно	239	<b>Вопросы и задачи</b>	263
<b>Дополнение 5–1. Медицина.</b>		<b>Биохимия в Интернете</b>	265
<b>Угарный газ: невидимый убийца</b>	240	<b>Анализ экспериментальных данных</b>	266
Две модели кооперативного связывания	242		
Гемоглобин переносит $H^+$ и $CO_2$	242	<b>6 Ферменты</b>	<b>269</b>
Связывание кислорода с гемоглобином регулируется 2,3-бисфосфоглицератом	245	<b>6.1. Введение</b>	<b>270</b>
Серповидноклеточная анемия — «молекулярная болезнь» гемоглобина	246	Большинство ферментов являются белками	271
<b>Краткое содержание</b>	248	Ферменты классифицируют в соответствии с катализируемыми ими реакциями	272
<b>5.2. Комплементарное взаимодействие между белками и лигандами: иммунная система и иммуноглобулины</b>	<b>249</b>	<b>Краткое содержание</b>	273
Иммунный ответ определяется действием ряда специализированных клеток и белков	249	<b>6.2. Как работают ферменты</b>	<b>273</b>
Антитела имеют два идентичных центра связывания антигена	251	Ферменты влияют на скорость реакции, но не сдвигают равновесие	273
Антитела связывают антигены прочно и с высокой специфичностью	253	Скорость реакции и равновесие связаны с определенными термодинамическими параметрами	276
Взаимодействие антитела с антигеном лежит в основе многих аналитических методов	254	Некоторые принципы, объясняющие высокую каталитическую активность и специфичность ферментов	277
<b>Краткое содержание</b>	256	Слабые взаимодействия между ферментом и субстратом наиболее благоприятны в переходном состоянии	278
<b>5.3. Энергозависимые взаимодействия белков: актин, миозин и молекулярные моторы</b>	<b>256</b>	Энергия связывания определяет специфичность и скорость катализа	281
Миозин и актин — основные белки мышц	257	Роль специфических каталитических групп в катализе	283
		<b>Краткое содержание</b>	285
		<b>6.3. Ферментативная кинетика и методы изучения механизма действия ферментов</b>	<b>285</b>
		Скорость ферментативной реакции зависит от концентрации субстрата	286



Количественное соотношение между концентрацией субстрата и скоростью реакции	287	Во многих метаболических путях регуляторная стадия катализируется аллостерическим ферментом	321
<b>Дополнение 6–1. Преобразование уравнения Михаэлиса–Ментен: график в двойных обратных координатах</b>	289	Поведение аллостерических ферментов отклоняется от кинетики Михаэлиса–Ментен	322
Использование кинетических параметров для сравнения активностей ферментов	290	Регуляция некоторых ферментов происходит путем обратимой ковалентной модификации	323
Многие ферменты катализируют реакции с участием двух и большего числа субстратов	293	Фосфорилирование влияет на структуру и каталитическую активность белков	324
Предстационарная кинетика может дать дополнительную информацию о последовательности стадий реакции	294	Множественное фосфорилирование позволяет осуществлять тонкую регуляцию	325
Ферменты могут подвергаться обратимому и необратимому ингибированию	295	Некоторые ферменты и другие белки регулируются путем протеолитического расщепления предшественника	328
<b>Дополнение 6–2. Кинетические методы для определения типа ингибирования</b>	296	Некоторые регуляторные ферменты используют несколько механизмов регуляции	329
Зависимость ферментативной активности от pH	299	<b>Краткое содержание</b>	330
<b>Краткое содержание</b>	299	<b>Ключевые термины</b>	330
<b>6.4. Примеры ферментативных реакций</b>	300	<b>Дополнительная литература для дальнейшего изучения</b>	331
Механизм действия химотрипсина включает стадии ацилирования и деацилирования остатка серина	301	<b>Вопросы и задачи</b>	332
<b>Дополнение 6–3. Доказательства комплементарности фермента и переходного состояния</b>	306	<b>Анализ экспериментальных данных</b>	337
Индукированное соответствие при связывании субстрата с гексокиназой	308	<hr/>	
Механизм реакции енолазы требует присутствия ионов металла	309	<b>7 Углеводы и гликобиология</b>	<b>339</b>
Механизм действия лизоцима включает две последовательные стадии нуклеофильного замещения	310	<b>7.1. Моносахариды и дисахариды</b>	<b>340</b>
Понимание механизмов действия ферментов стимулирует развитие медицины	314	Существует два семейства моносахаридов — альдозы и кетозы	340
<b>Краткое содержание</b>	319	Моносахариды содержат асимметрические атомы	341
<b>6.5. Регуляторные ферменты</b>	319	Обычные моносахариды имеют циклическую структуру	343
Аллостерические ферменты претерпевают конформационные изменения в ответ на связывание модулятора	320	Живые организмы содержат множество производных гексозы	345
		Моносахариды — это восстановители	347
		<b>Дополнение 7–1. Медицина. Определение уровня глюкозы крови при диагностике и лечении диабета</b>	348
		Дисахариды содержат гликозидную связь	348
		<b>Краткое содержание</b>	352



<b>7.2. Полисахариды</b>	<b>352</b>
Некоторые гомополисахариды служат для запасания энергии клеткой	353
Некоторые гомополисахариды выполняют структурную функцию	355
На трехмерную структуру гомополисахаридов влияют стерические факторы и образование водородных связей	356
Клеточные стенки бактерий и водорослей содержат структурные гетерополисахариды	358
Гликозаминогликаны — гетерополисахариды внеклеточного матрикса	359
<b>Краткое содержание</b>	362
<b>7.3. Гликоконъюгаты: протеоглики, гликопротеины и гликолипиды</b>	<b>363</b>
Протеоглики — макромолекулы клеточной поверхности и внеклеточного матрикса, содержащие гликозаминогликаны	364
Гликопротеины содержат ковалентно связанные олигосахариды	367
Гликолипиды и липополисахариды — компоненты мембран	369
<b>Краткое содержание</b>	371
<b>7.4. Углеводы как информационные молекулы: сахарный код</b>	<b>371</b>
Лектины — белки, «читающие» код сахаров и участвующие во многих биологических процессах	372
Взаимодействие лектина с углеводом очень прочное и высокоспецифичное	376
<b>Краткое содержание</b>	379
<b>7.5. Методы анализа углеводов</b>	<b>379</b>
<b>Краткое содержание</b>	381
<b>Ключевые термины</b>	382
<b>Дополнительная литература</b>	
для дальнейшего изучения	382
<b>Вопросы и задачи</b>	385
<b>Анализ экспериментальных данных</b>	389

<b>8 Нуклеотиды и нуклеиновые кислоты</b>	<b>391</b>
<b>8.1. Основные понятия</b>	<b>391</b>
В состав нуклеотидов и нуклеиновых кислот входят определенные основания и пентозы	392
Нуклеотиды в нуклеиновых кислотах последовательно связаны фосфодиэфирными связями	396
Свойства азотистых оснований нуклеотидов влияют на трехмерную структуру нуклеиновых кислот	397
<b>Краткое содержание</b>	399
<b>8.2. Структура нуклеиновых кислот</b>	<b>400</b>
ДНК — двойная спираль, обеспечивающая хранение и передачу генетической информации	400
ДНК может иметь разные пространственные конфигурации	403
Определенные последовательности ДНК могут иметь необычное пространственное строение	405
Матричные РНК содержат информацию о полипептидных цепях	408
Многие молекулы РНК имеют очень сложную трехмерную структуру	408
<b>Краткое содержание</b>	412
<b>8.3. Химия нуклеиновых кислот</b>	<b>412</b>
Двойная спираль ДНК и РНК может денатурировать	413
Нуклеиновые кислоты разных видов могут образовывать гибриды	414
Нуклеотиды и нуклеиновые кислоты подвергаются неферментативным превращениям	415
ДНК метилирована по некоторым основаниям	419
Последовательность нуклеотидов ДНК можно определить	419
Химический синтез ДНК автоматизирован	423
<b>Краткое содержание</b>	424
<b>8.4. Другие функции нуклеотидов</b>	<b>424</b>
Нуклеотиды переносят химическую энергию в клетке	424

Адениновые нуклеотиды входят в состав многих кофакторов ферментов	425		
Некоторые нуклеотиды могут быть сигнальными молекулами	427		
<b>Краткое содержание</b>	427		
<b>Ключевые термины</b>	427		
<b>Дополнительная литература</b>			
<b>для дальнейшего изучения</b>	428		
<b>Вопросы и задачи</b>	428		
<b>Биохимия в Интернете</b>	430		
<b>Анализ экспериментальных данных</b>	431		
<b>9 Технологии на основе информации из ДНК</b>	<b>433</b>		
<b>9.1. Клонирование ДНК: основные понятия</b>	<b>434</b>		
Эндонуклеазы рестрикции и ДНК-лигаза создают рекомбинантную ДНК	434		
Клонирующие векторы позволяют амплифицировать встроенные сегменты ДНК	439		
Специфические последовательности ДНК определяют при гибридизации	443		
Экспрессия клонированных генов дает значительное количество белка	444		
Изменения в клонированных генах приводят к получению модифицированных белков	446		
В аффинной хроматографии связывание обеспечивают концевые последовательности	447		
<b>Краткое содержание</b>	448		
<b>9.2. От генов к геномам</b>	<b>449</b>		
Библиотеки ДНК представляют собой специализированные каталоги генетической информации	449		
Полимеразная цепная реакция амплифицирует специфические последовательности ДНК	452		
<b>Дополнение 9–1. Мощный метод судебной экспертизы</b>	<b>454</b>		
На основе нуклеотидных последовательностей генома создаются самые большие генетические библиотеки	457		
<b>Краткое содержание</b>	461		
<b>9.3. От геномов к протеомам</b>	<b>461</b>		
Взаимосвязи структуры и последовательности белка дают информацию о его функционировании	462		
Паттерны клеточной экспрессии могут прояснить функцию гена в клетке	463		
Белок-белковые взаимодействия помогают определить функцию молекул в клетке	466		
<b>Краткое содержание</b>	468		
<b>9.4. Изменения генома и новые продукты биотехнологии</b>	<b>469</b>		
Бактериальные паразиты растений помогают клонировать растения	469		
Манипулирование с геномами клеток животных дает информацию о структуре хромосом и об экспрессии генов	473		
<b>Дополнение 9–2. Медицина. Геном человека и генная терапия человека</b>	<b>475</b>		
Новые технологии сулят скорое открытие новых лекарств	478		
Технология рекомбинантных ДНК дает результаты и открывает новые перспективы	479		
<b>Краткое содержание</b>	480		
<b>Ключевые термины</b>	480		
<b>Дополнительная литература</b>			
<b>для дальнейшего изучения</b>	480		
<b>Вопросы и задачи</b>	482		
<b>Анализ экспериментальных данных</b>	485		
<b>10 Липиды</b>	<b>487</b>		
<b>10.1. Запасные липиды</b>	<b>487</b>		
Жирные кислоты — производные углеводов	487		
Триацилглицериды — эфиры жирных кислот и глицерина	491		
Триацилглицериды обеспечивают аккумуляцию энергии и теплоизоляцию	491		
При частичном гидрировании кулинарного жира образуются <i>транс</i> -жирные кислоты	492		

<b>Дополнение 10-1. Кашалоты: жирные головы морских глубин</b>	493
Воски служат хранилищами энергии и водоотталкивающими средствами	495
<b>Краткое содержание</b>	495

## 10.2. Структурные липиды в мембранах 496

Глицерофосфолипиды — производные фосфатидной кислоты	497
В некоторые фосфолипиды жирные кислоты присоединены через простую эфирную связь	497
Хлоропласты содержат галактолипиды и сульфоллипиды	500
Археи содержат уникальные мембранные липиды	500
Сфинголипиды — производные сфингозина	501
Сфинголипиды на поверхностях клеток — участки биологического распознавания	503
Фосфолипиды и сфинголипиды разрушаются в лизосомах	503
Стерины имеют четыре конденсированных углеродных кольца	504
<b>Дополнение 10-2. Медицина. Наследственные болезни человека, возникающие в результате аномального накопления мембранных липидов</b>	505
<b>Краткое содержание</b>	506

## 10.3. Липиды как сигнальные вещества, кофакторы и пигменты 506

Фосфатидилинозиты и производные сфингозина работают как внутриклеточные сигналы	507
Эйкозаноиды передают сигналы соседним клеткам	507
Стероидные гормоны передают сигналы между тканями	509
Сосудистые растения используют тысячи летучих сигнальных веществ	509
Витамины А и D — предшественники гормонов	510
Витамины Е и К и липидные хиноны — окислительно-восстановительные кофакторы	512

Долихолы активируют предшественников сахаров для биосинтеза	513
Многие природные пигменты — липиды с сопряженными двойными связями	514
<b>Краткое содержание</b>	514

## 10.4. Методы анализа липидов 515

Для экстракции липидов требуются органические растворители	515
Методом адсорбционной хроматографии разделяют липиды разной полярности	515
Методом газожидкостной хроматографии разделяют смеси летучих производных липидов	517
Путем специфического гидролиза можно определить строение липида	517
Методом масс-спектрометрии можно полностью расшифровать структуру липида	517
Липидомика занимается классификацией липидов и их функций	517
<b>Краткое содержание</b>	519
<b>Ключевые термины</b>	519
<b>Дополнительная литература для дальнейшего изучения</b>	520
<b>Вопросы и задачи</b>	521
<b>Анализ экспериментальных данных</b>	523

## 11 Биологические мембраны и транспорт 525

### 11.1. Состав и строение мембран 526

Каждый тип мембран содержит характерные липиды и белки	526
Все биологические мембраны обладают рядом фундаментальных свойств	527
Липидный бислой — главный элемент структур биомембран	528
Три типа мембранных белков различаются расположением в мембране	530
Многие мембранные белки пронизывают липидный бислой	531

Интегральные белки взаимодействуют своими гидрофобными доменами с липидами и благодаря этому удерживаются в мембране	532	Активный транспорт приводит к перемещению веществ против градиента концентрации или электрохимического градиента	558
Трехмерную структуру мембранного белка можно предсказать по его последовательности	534	АТРазы Р-типа подвергаются фосфорилированию в каталитическом цикле	560
Ковалентно связанные липиды удерживают некоторые мембранные белки	536	АТРазы F-типа — это обратимые АТР-зависимые протонные насосы	563
<b>Краткое содержание</b>	538	АВС-транспортёры используют АТР для запуска активного транспорта множества субстратов	564
<b>11.2. Динамика мембран</b>	<b>538</b>	<b>Дополнение 11-3. Медицина. Дефект ионных каналов при кистозном фиброзе</b>	<b>565</b>
Ацильные группы внутри бислоя упорядочены в разной степени	538	Ионные градиенты снабжают энергией вторичный активный транспорт	567
Для движения липидов через бислой необходим катализ	540	Аквапорины образуют гидрофильные трансмембранные каналы для переноса воды	570
Липиды и белки латерально диффундируют в бислой	541	Ион-селективные каналы делают возможным быстрое перемещение ионов через мембраны	573
Сфинголипиды и холестерин объединяются в кластеры — мембранные рафты	543	Работу ионного канала можно изучать, измеряя электрические параметры	574
<b>Дополнение 11-1. Методы. Атомно-силовая микроскопия для визуализации мембранных белков</b>	<b>544</b>	Строение $K^+$ -канала определяется его специфичностью	575
Изгибание и слияние мембран — ключевые события во многих биологических процессах	546	Потенциалзависимые ионные каналы играют ключевую роль в работе нейронов	578
Некоторые интегральные белки — посредники в межклеточных взаимодействиях и адгезии	549	Дефектные ионные каналы могут приводить к неблагоприятным физиологическим последствиям	579
<b>Краткое содержание</b>	549	<b>Краткое содержание</b>	582
<b>11.3. Транспорт веществ через мембраны</b>	<b>550</b>	<b>Ключевые термины</b>	583
Пассивному транспорту способствуют мембранные белки	551	<b>Дополнительная литература для дальнейшего изучения</b>	583
Транспортёры по их структурам можно сгруппировать в суперсемейства	552	<b>Вопросы и задачи</b>	585
В эритроцитах транспортёр глюкозы опосредует пассивный транспорт	553	<b>Биохимия в Интернете</b>	589
<b>Дополнение 11-2. Медицина. Нарушение транспорта глюкозы и воды при двух формах диабета</b>	<b>556</b>	<b>Анализ экспериментальных данных</b>	589
Хлоридно-бикарбонатный обменник катализирует электронейтральный котранспорт анионов через плазматическую мембрану	556	<hr/>	
		<b>12 Биосигнализация</b>	<b>591</b>
		<hr/>	
		<b>12.1. Общие свойства систем передачи сигналов</b>	<b>591</b>
		<b>Дополнение 12-1. Методы. Количественная оценка взаимодействия лиганд-рецептор (анализ по Скэтчарду)</b>	593
		<b>Краткое содержание</b>	596

<b>12.2. Рецепторы, сопряженные с G-белком, и вторичные мессенджеры</b>	<b>596</b>	<b>12.5. Мультивалентные адаптерные белки и мембранные рафты</b>	<b>629</b>
Система $\beta$ -адренергического рецептора функционирует с участием вторичного мессенджера cAMP	597	Фосфорилированные остатки Thr, Ser или Thr связаны в белковые модули	629
<b>Дополнение 12-2. Медицина. G-белки: два молекулярных переключателя в организме здорового и больного человека</b>	<b>600</b>	Мембранные рафты и кавеолы могут обособлять сигнальные белки	632
Существует несколько механизмов завершения $\beta$ -адренергического ответа	605	<b>Краткое содержание</b>	<b>633</b>
Десенситизация $\beta$ -адренергического рецептора происходит в результате фосфорилирования или связывания с аррестином	606	<b>12.6. Регулируемые ионные каналы</b>	<b>633</b>
Циклический AMP действует как вторичный мессенджер для некоторых регуляторных молекул	607	В передаче электрических сигналов в возбудимых клетках главную роль играют ионные каналы	633
Диацилглицерин, инозиттрисфосфат и $\text{Ca}^{2+}$ служат вторичными мессенджерами	609	Потенциалзависимые ионные каналы создают потенциалы действия в нейронах	635
Кальций является вторичным мессенджером для многих сигнальных путей	611	Ацетилхолиновый рецептор — регулируемый лигандом ионный канал	638
<b>Дополнение 12-3. Методы. FRET: Биохимия, которую можно увидеть в живой клетке</b>	<b>612</b>	Нейроны содержат рецепторные каналы, которые отвечают на действие различных нейромедиаторов	639
<b>Краткое содержание</b>	<b>616</b>	Токсины отравляют ионные каналы	640
<b>12.3. Рецепторные ферменты</b>	<b>619</b>	<b>Краткое содержание</b>	<b>640</b>
Стимуляция рецептора инсулина запускает каскад реакций фосфорилирования белков	619	<b>12.7. Интегрины: двунаправленные рецепторы, ответственные за клеточную адгезию</b>	<b>641</b>
Мембранный фосфолипид $\text{PIP}_3$ работает в одной из ветвей передачи сигнала инсулина	622	<b>Краткое содержание</b>	<b>642</b>
Сигнальная система JAK-STAT также использует тирозинкиназную активность	624	<b>12.8. Регуляция транскрипции стероидными гормонами</b>	<b>643</b>
Сигнальные системы связаны между собой сложным образом	625	<b>Краткое содержание</b>	<b>644</b>
<b>Краткое содержание</b>	<b>626</b>	<b>12.9. Сигнализация у микроорганизмов и растений</b>	<b>644</b>
<b>12.4. Рецепторные гуанилатциклазы, cGMP и протеинкиназа G</b>	<b>627</b>	Сигнализация у бактерий включает фосфорилирование в двухкомпонентной системе	644
<b>Краткое содержание</b>	<b>629</b>	Сигнальные системы растений содержат компоненты сигнальных систем микроорганизмов и млекопитающих	646
		Растения обнаруживают этилен с помощью двухкомпонентной системы и каскада MAPK	647
		Рецептороподобные протеинкиназы осуществляют передачу сигналов от пептидов и брассиностероидов	648
		<b>Краткое содержание</b>	<b>650</b>

## 12.10. Сенсорная передача сигнала в процессах зрения, обоняния и вкуса 650

В зрительной системе работает классический механизм GPCR 650

Возбужденный родопсин осуществляет передачу сигнала через G-белок для уменьшения концентрации cGMP 652

Зрительный сигнал быстро прекращается 654

Колбочки — специализированные клетки, обеспечивающие цветовое зрение 654

**Дополнение 12-4. Медицина. Цветовая слепота (нарушенное цветовосприятие): Джон Дальтон спланировал эксперимент, который был завершен более чем через столетие после смерти ученого 655**

Обоняние и вкус у позвоночных основаны на сигнальных механизмах, подобных механизмам зрительной системы 656

GPCR сенсорных систем и гормональной сигнализации имеют общие свойства 658

**Краткое содержание 659**

## 12.11. Регуляция клеточного цикла протеинкиназами 660

Клеточный цикл протекает в четыре стадии 660

Уровень циклинзависимых протеинкиназ осциллирует (колеблется) 660

CDK регулируют клеточное деление путем фосфорилирования важных белков 664

**Краткое содержание 666**

## 12.12. Онкогены, гены опухолевых супрессоров и программируемая гибель клетки 666

Онкогены — это мутантные формы генов белков, регулирующих клеточный цикл 666

**Дополнение 12-5. Медицина. Разработка противоопухолевых лекарственных препаратов на основе ингибиторов протеинкиназ 667**

Дефекты в генах опухолевых супрессоров приводят к устранению нормальных ограничителей клеточного деления 670

Апоптоз — программируемая гибель клетки 672

**Краткое содержание 673**

**Ключевые термины 673**

**Дополнительная литература для дальнейшего изучения 674**

**Вопросы и задачи 677**

**Анализ экспериментальных данных 680**

**Предметно-именной указатель 683**