

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., электрон. — М. : Лаборатория знаний, 2022. — 441 с. — (Лучший зарубежный учебник). — Систем. требования: Adobe Reader XI ; экран 10". — Загл. с титул. экрана. — Текст : электронный.

ISBN 978-5-93208-609-4 (Т. 3)

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 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

Деривативное издание на основе печатного аналога: 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.

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

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

ISBN 978-5-93208-609-4 (Т. 3)

ISBN 978-5-93208-606-3

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 *E. coli* не менее пяти ДНК-полимераз 55

В репликации ДНК участвует множество
ферментов и белковых факторов 58

Репликация хромосомы *E. coli*
происходит поэтапно 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 нехомологичного
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. РНК-полимераза оставляет свой след на промоторе	113	Синтез РНК открывает важный подход к изучению происхождения жизни в «мире РНК»	154
Транскрипция регулируется на нескольких уровнях	116	Дополнение 26-3. Практическая биохимия. 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
Транспортные РНК имеют характерные структурные особенности	183
Стадия 1: аминоксил-тРНК-синтетазы присоединяют определенные аминокислоты к соответствующим молекулам тРНК	185
Стадия 2: синтез белка инициирует определенная аминокислота	190
Дополнение 27-2. Естественное и искусственное расширение генетического кода	191
Стадия 3: пептидные связи образуются на стадии элонгации	199
Стадия 4: для прекращения синтеза полипептида нужен специальный сигнал	202
Дополнение 27-3. Индуцированные вариации генетического кода: нонсенс-супрессия	203
Стадия 5: вновь синтезированные полипептиды сворачиваются и процессируются	206
Рибосомный профайлинг позволяет получить «мгновенный снимок» клеточной трансляции	208
Многие антибиотики и токсины ингибируют синтез белка	209
Краткое содержание раздела	211
27.3. Транспорт и расщепление белков	212
Посттрансляционная модификация многих эукариотических белков начинается в эндоплазматическом ретикулуме	212
Гликозилирование играет ключевую роль в транспорте белка	214
Сигнальные последовательности ядерных белков не отщепляются	216
Бактерии тоже используют сигнальные последовательности для транспорта белков	219
Белки проникают в клетки путем опосредованного рецепторами эндоцитоза	221
Расщепление белков во всех клетках осуществляется специализированными системами	222

Краткое содержание раздела	224
Ключевые термины	225
Вопросы и задачи	225
Анализ экспериментальных данных	228
28 Регуляция экспрессии генов	231
28.1. Принципы генной регуляции	232
РНК-полимераза связывается с ДНК в области промоторов	233
Инициация транскрипции регулируется белками и РНК	233
Многие бактериальные гены собраны в кластеры и регулируются в виде оперонов	236
Отрицательная регуляция лактозного оперона	237
Регуляторные белки содержат специальные ДНК-связывающие домены	239
Регуляторные белки содержат также домены, ответственные за взаимодействия белка с белком	243
Краткое содержание раздела	245
28.2. Регуляция экспрессии генов у бактерий	246
Положительная регуляция <i>lac</i> -оперона	246
Многие гены ферментов биосинтеза аминокислот регулируются путем аттенуации транскрипции	248
При индукции SOS-ответа происходит разрушение репрессорных белков	251
Синтез рибосомных белков скоординирован с синтезом рРНК	252
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