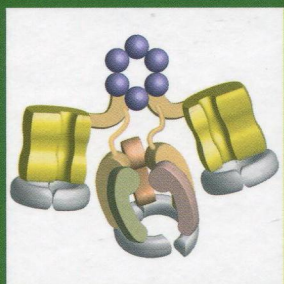


ЛУЧШИЙ ЗАРУБЕЖНЫЙ УЧЕБНИК



Д. НЕЛЬСОН  
М. КОКС

# ОСНОВЫ БИОХИМИИ ЛЕНИНДЖЕРА

3

ПУТИ ПЕРЕДАЧИ  
ИНФОРМАЦИИ



ЛАБОРАТОРИЯ

ПИЛОТ



**Д. Нельсон  
М. Кокс**

# **ОСНОВЫ БИОХИМИИ ЛЕНИНДЖЕРА**

**В трех томах**

# **3**

## **ПУТИ ПЕРЕДАЧИ ИНФОРМАЦИИ**

Издание 3-е, исправленное

Перевод с английского  
канд. хим. наук Т. П. Мосоловой и канд. биол. наук О. В. Ефременковой  
под редакцией  
академика РАН А. А. Богданова  
и член-корр. РАН С. Н. Кочеткова



Москва  
Лаборатория знаний

УДК 578.1  
ББК 28.072я73  
Н49

*Серия основана в 2006 г.*

**Нельсон Д.**

Н49 Основы биохимии Ленинджера : в 3 т. Т. 3 : Пути передачи информации / Д. Нельсон, М. Кокс ; пер. с англ. — 3-е изд., испр. — М. : Лаборатория знаний, 2017. — 448 с. : ил. — (Лучший зарубежный учебник).

ISBN 978-5-00101-016-6 (Т. 3)

ISBN 978-5-00101-013-5

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 настоящее издание внесены исправления, уточняющие перевод.

В том 3 вошла часть III «Пути передачи информации», ответы на вопросы, решения задач и 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 как у бактерий, так и у эукариот (репликация, транскрипция, трансляция, репарация и рекомбинация), строение хромосом, механизмы ферментативных процессов, функции различных РНК в клетке, рибозимы, сплайсинг, альтернативный сплайсинг, процессинг. Подробно описан биосинтез белка, его транспортировка к месту использования и дальнейшее разрушение, регуляция экспрессии генов. В каждой главе (как в томах 1 и 2) приведены примеры из медицины, молекулярной биологии и смежных областей, а также интересные задания и вопросы.

Для студентов биологических, химических и медицинских вузов, а также 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. хим. наук *Т. И. Почкаева*. Редактор канд. биол. наук *Т. Е. Толстихина*  
Художники *Н. А. Новак, В. Е. Шкерин*. Компьютерная верстка: *Т. Э. Внукова*

Подписано в печать 23.12.16. Формат 84×108/16.

Усл. печ. л. 47,04. Заказ 6729/17.

Издательство «Лаборатория знаний»

125167, Москва, проезд Аэропорта, д. 3

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

Отпечатано в соответствии с предоставленными материалами  
в ООО «ИПК Парето-Принт», 170546, Тверская область, Промышленная  
зона Боровлево-1, комплекс №3А, [www.pareto-print.ru](http://www.pareto-print.ru)

---

ISBN 978-5-00101-016-6 (Т. 3)  
ISBN 978-5-00101-013-5

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

# Оглавление

## III ПУТИ ПЕРЕДАЧИ ИНФОРМАЦИИ

<b>24</b>	<b>Гены и хромосомы</b>	<b>7</b>
<b>24.1.</b>	<b>Элементы хромосом</b>	<b>7</b>
	Гены — это участки молекул ДНК, кодирующие полипептиды и молекулы РНК	8
	Молекулы ДНК гораздо крупнее, чем клеточные или вирусные структуры, в которые они упакованы	9
	Гены и хромосомы эукариот очень сложно организованы	12
	<b>Краткое содержание</b>	<b>15</b>
<b>24.2.</b>	<b>Сверхспирализация ДНК</b>	<b>15</b>
	Большинство клеточных ДНК раскручены	17 <sup>4</sup>
	Степень скручивания ДНК определяется топологическим параметром — порядком зацепления	18
	Топоизомеразы катализируют изменение порядка зацепления в ДНК	21
	Для компактной упаковки ДНК нужна особая форма сверхспирализации	23
	<b>Дополнение 24-1. Медицина. Лечение заболеваний путем ингибирования топоизомераз</b>	<b>24</b>
	<b>Краткое содержание</b>	<b>26</b>
<b>24.3.</b>	<b>Структура хромосом</b>	<b>27</b>
	Хроматин состоит из ДНК и белков	27
	Гистоны — небольшие основные белки	28
	Нуклеосомы — основные структурные единицы хроматина	28
	Нуклеосомы образуют структуры с более сложной организацией	31
	<b>Дополнение 24-2. Медицина. Эпигенетика, структура нуклеосом и варианты гистонов</b>	<b>32</b>
	Структура конденсированных хромосом поддерживается SMC-белками	35
	Бактериальная ДНК тоже сложно организована	36
	<b>Краткое содержание</b>	<b>37</b>
	<b>Ключевые термины</b>	<b>38</b>
	<b>Дополнительная литература для дальнейшего изучения</b>	<b>38</b>
	<b>Вопросы и задачи</b>	<b>39</b>
	<b>Анализ экспериментальных данных</b>	<b>41</b>

<b>25</b>	<b>Метаболизм ДНК</b>	<b>43</b>
<b>25.1.</b>	<b>Репликация ДНК</b>	<b>45</b>
	Основные принципы репликации ДНК	45
	ДНК разрушается нуклеазами	48
	ДНК синтезируется ДНК-полимеразами	49
	Репликация — очень точный процесс	50
	У <i>E. coli</i> не менее пяти ДНК-полимераз	52
	В репликации ДНК участвует множество ферментов и белковых факторов	54
	Репликация хромосомы <i>E. coli</i> происходит постадийно	56
	Репликация в эукариотических клетках происходит по похожей схеме, но сложнее	64
	Вирусные ДНК-полимеразы являются мишенями для противовирусной терапии	66
	<b>Краткое содержание</b>	<b>66</b>
<b>25.2.</b>	<b>Репарация ДНК</b>	<b>66</b>
	Онкологические заболевания связаны с мутациями	67
	Все клетки имеют несколько систем репарации ДНК	68
	Взаимодействие репликативных вилок с повреждением в ДНК может запустить подверженный ошибкам синтез ДНК через повреждение	76
	<b>Дополнение 25-1. Медицина. Репарация ДНК и рак</b>	<b>79</b>
	<b>Краткое содержание</b>	<b>80</b>
<b>25.3.</b>	<b>Рекомбинация ДНК</b>	<b>81</b>
	Гомологичная генетическая рекомбинация выполняет несколько функций	81
	Рекомбинация в ходе мейоза начинается с двухцепочечных разрывов	84
	В рекомбинации участвует множество ферментов и других белков	85
	Для репарации заблокированных репликативных вилок используются все возможности метаболизма ДНК	89
	Сайт-специфическая рекомбинация приводит к точным перестройкам ДНК	89

Для полной репликации хромосомы может потребоваться сайт-специфическая рекомбинация	93	Молекулы рРНК и тРНК также подвергаются процессингу	133
Подвижные генетические элементы перемещаются из одного участка ДНК в другой	94	РНК со специализированными функциями подвергаются различным вариантам процессинга	137
Сборка генов иммуноглобулинов происходит путем рекомбинации	95	Каталитические РНК осуществляют некоторые реакции метаболизма РНК	138
<b>Краткое содержание</b>	<b>98</b>	Ферментативные свойства интронов группы I	139
<b>Ключевые термины</b>	<b>98</b>	мРНК в клетке разрушаются с разной скоростью	142
<b>Дополнительная литература для дальнейшего изучения</b>	<b>98</b>	Полиинуклеотидфосфорилаза создает случайные РНК-подобные полимеры	142
<b>Вопросы и задачи</b>	<b>100</b>	<b>Краткое содержание</b>	<b>143</b>
<b>Анализ экспериментальных данных</b>	<b>102</b>		
<hr/>			
<b>26 Метаболизм РНК</b>	<b>105</b>	<b>26.3. РНК-зависимый синтез РНК и ДНК</b>	<b>144</b>
<b>26.1. ДНК-зависимый синтез РНК</b>	<b>106</b>	Обратная транскриптаза синтезирует ДНК с матрицы вирусной РНК	144
РНК синтезирует РНК-полимераза	108	Некоторые ретровирусы вызывают рак и СПИД	146
Синтез РНК начинается с промоторов	110	<b>Дополнение 26-2. Медицина. Борьба со СПИДом с помощью ингибиторов обратной транскриптазы</b>	<b>147</b>
<b>Дополнение 26-1. Практическая биохимия. РНК-полимераза оставляет свой след на промоторе</b>	<b>111</b>	Многие транспозоны, ретровирусы и интроны могут иметь общее эволюционное происхождение	148
Транскрипция регулируется на нескольких уровнях	115	Теломераза — специализированная обратная транскриптаза	148
Специфические последовательности подают сигнал прекращения синтеза РНК	116	Некоторые вирусные РНК реплицируются РНК-зависимой РНК-полимеразой	151
В клетках эукариот содержатся РНК-полимеразы трех типов	117	Синтез РНК открывает важный подход к изучению биохимической эволюции	151
Для проявления активности РНК-полимеразы II требуются другие белковые факторы	118	<b>Дополнение 26-3. Практическая биохимия. Метод SELEX для получения РНК с заданными свойствами</b>	<b>154</b>
Возможно селективное ингибирование ДНК-зависимой РНК-полимеразы	121	<b>Дополнение 26-4. Расширяющийся мир РНК, или транскрипты с неизвестной функцией</b>	<b>156</b>
<b>Краткое содержание</b>	<b>122</b>	<b>Краткое содержание</b>	<b>159</b>
<b>26.2. Процессинг РНК</b>	<b>122</b>	<b>Ключевые термины</b>	<b>159</b>
К 5'-концу эукариотической мРНК присоединяется кэп	123	<b>Дополнительная литература для дальнейшего изучения</b>	<b>159</b>
Из ДНК в РНК транскрибируются и интроны, и экзоны	125	<b>Вопросы и задачи</b>	<b>161</b>
РНК катализирует сплайсинг интронов	125	<b>Биохимия в Интернете</b>	<b>162</b>
На 3'-конце молекулы мРНК имеются характерные структуры	130	<b>Анализ экспериментальных данных</b>	<b>162</b>
Альтернативный процессинг РНК приводит к образованию нескольких продуктов одного гена	131		

<b>27</b>	<b>Метаболизм белка</b>	<b>165</b>		
<b>27.1.</b>	<b>Генетический код</b>	<b>166</b>		
	Генетический код был расшифрован с помощью искусственных мРНК	167		
	<b>Дополнение 27-1. Исключение, подтверждающее правило: природные вариации генетического кода</b>	<b>172</b>		
	«Качание» позволяет некоторым молекулам тРНК распознавать более одного кодона	172		
	Считывание последовательности зависит от сдвига рамки и редактирования РНК	175		
	<b>Краткое содержание</b>	<b>178</b>		
<b>27.2.</b>	<b>Синтез белков</b>	<b>178</b>		
	Синтез белка происходит в пять стадий	179		
	Рибосома — сложная надмолекулярная машина	180		
	<b>Дополнение 27-2. Из мира РНК в мир белка</b>	<b>182</b>		
	Транспортные РНК имеют специфическую структуру	184		
	Стадия 1: аминоксил-тРНК-синтазы присоединяют определенные аминокислоты к соответствующим молекулам тРНК	186		
	<b>Дополнение 27-3. Естественное и искусственное расширение генетического кода</b>	<b>191</b>		
	Стадия 2: синтез белка инициирует определенная аминокислота	195		
	Стадия 3: пептидные связи образуются на стадии элонгации	199		
	Стадия 4: для прекращения синтеза полипептида нужен специальный сигнал	202		
	<b>Дополнение 27-4. Индуцированные вариации генетического кода: нонсенс-супрессия</b>	<b>203</b>		
	Стадия 5: вновь синтезированные полипептиды сворачиваются и процессируются	205		
	Многие антибиотики и токсины ингибируют синтез белка	207		
	<b>Краткое содержание</b>	<b>209</b>		
<b>27.3.</b>	<b>Транспорт и расщепление белков</b>	<b>210</b>		
	Посттрансляционная модификация многих эукариотических белков начинается в эндоплазматическом ретикулуме	211		
			Гликозилирование играет ключевую роль в транспорте белка	212
			Сигнальные последовательности ядерных белков не отщепляются	216
			Бактерии тоже используют сигнальные последовательности для транспорта белков	217
			Белки проникают в клетки путем опосредованного рецепторами эндоцитоза	219
			Расщепление белков во всех клетках осуществляется специализированными системами	220
			<b>Краткое содержание</b>	<b>223</b>
			<b>Ключевые термины</b>	<b>223</b>
			<b>Дополнительная литература для дальнейшего изучения</b>	<b>224</b>
			<b>Вопросы и задачи</b>	<b>225</b>
			<b>Анализ экспериментальных данных</b>	<b>227</b>
<b>28</b>	<b>Регуляция экспрессии генов</b>	<b>229</b>		
<b>28.1.</b>	<b>Принципы регуляции генов</b>	<b>230</b>		
	РНК-полимераза связывается с ДНК в области промоторов	231		
	Инициация транскрипции регулируется белками, которые связываются с промоторами или недалеко от них	232		
	Многие бактериальные гены собраны в кластеры и регулируются в виде оперонов	234		
	Отрицательная регуляция лактозного оперона	235		
	Регуляторные белки содержат специальные ДНК-связывающие домены	237		
	Регуляторные белки содержат также домены, ответственные за взаимодействия белка с белком	241		
	<b>Краткое содержание</b>	<b>243</b>		
<b>28.2.</b>	<b>Регуляция экспрессии генов у бактерий</b>	<b>243</b>		
	Положительная регуляция лактозного оперона	243		
	Многие гены ферментов биосинтеза аминокислот регулируются путем аттенюации транскрипции	245		

При индукции SOS-ответа происходит разрушение репрессорных белков	249	Экспрессия эукариотических генов может регулироваться внеклеточными и внутриклеточными сигналами	266
Синтез рибосомных белков происходит координированно с синтезом рРНК	250	Регуляция может осуществляться путем фосфорилирования ядерных факторов транскрипции	268
Функция некоторых мРНК регулируется малыми РНК по <i>цис</i> - или <i>транс</i> -механизму	252	Трансляция многих эукариотических мРНК подавляется	268
Некоторые гены регулируются путем генетической рекомбинации	254	Посттранскрипционный сайленсинг гена опосредован РНК	270
<b>Краткое содержание</b>	256	У эукариот реализуется несколько вариантов РНК-опосредованной регуляции экспрессии генов	271
<b>28.3. Регуляция экспрессии генов у эукариот</b>	<b>257</b>	Развитие контролируется каскадами регуляторных белков	271
Транскрипционно активный хроматин по структуре отличается от неактивного хроматина	257	<b>Дополнение 28-1. О плавниках, крыльях и клювах</b>	<b>278</b>
Хроматин ремоделируется путем ацетилирования и перемещения нуклеосом	258	<b>Краткое содержание</b>	281
Многие эукариотические промоторы подвергаются положительной регуляции	260	<b>Ключевые термины</b>	281
ДНК-связывающие активаторы и ко-активаторы способствуют сборке основных факторов транскрипции	260	<b>Дополнительная литература для дальнейшего изучения</b>	282
Гены метаболизма галактозы в дрожжах подвергаются и положительной, и отрицательной регуляции	263	<b>Вопросы и задачи</b>	283
Активаторы транскрипции имеют модульное строение	265	<b>Биохимия в интернете</b>	284
		<b>Анализ экспериментальных данных</b>	285
		<b>Приложение А. Принятые в биохимии сокращения и аббревиатуры</b>	<b>287</b>
		<b>Приложение Б. Краткие решения задач и ответы на вопросы</b>	<b>291</b>
		<b>Словарь терминов</b>	<b>347</b>
		<b>Источники иллюстраций</b>	<b>375</b>
		<b>Предметно-именной указатель</b>	<b>389</b>