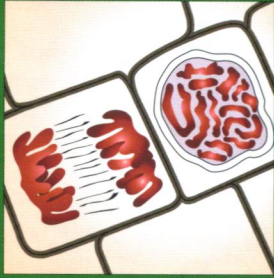


**ЛУЧШИЙ ЗАРУБЕЖНЫЙ УЧЕБНИК**



Б. Альбертс, Д. Брей,  
К. Хопкин, А. Джонсон,  
Дж. Льюис, М. Рэфф,  
К. Робертс, П. Уолтер

# **ОСНОВЫ МОЛЕКУЛЯРНОЙ БИОЛОГИИ КЛЕТКИ**



ИЗДАТЕЛЬСТВО

**БИНОМ**



**Б. Альбертс, Д. Брей, К. Хопкин, А. Джонсон,  
Дж. Льюис, М. Рэфф, К. Робертс, П. Уолтер**

# **ОСНОВЫ МОЛЕКУЛЯРНОЙ БИОЛОГИИ КЛЕТКИ**

Перевод с английского  
под редакцией  
канд. биол. наук С. М. Глаголева  
и докт. биол. наук Д. В. Ребрикова



Москва  
БИНОМ. Лаборатория знаний



УДК 577  
ББК 28.05  
А56

*Серия основана в 2006 г.*

**Альбертс Б.**

А56 Основы молекулярной биологии клетки / Б. Альбертс, Д. Брей, К. Хопкин и др. ; пер. с англ. — М. : БИНОМ. Лаборатория знаний, 2015. — 768 с. : ил. — (Лучший зарубежный учебник).

ISBN 978-5-9963-0542-1

Многим поколениям биологов знаком пятитомник Альбертса «Молекулярная биология клетки», на русском языке впервые выпущенный в 1987 г. С тех пор вышло пять его изданий, каждое из которых вмещало самые последние достижения молекулярной биологии. Можно предполагать, что не в последнюю очередь именно увеличивающимся объемом книги обусловлено решение авторов написать ее сокращенный вариант. В книге поддержана традиция очень ясного и логичного изложения материала в виде красочных, понятных схем и интересных иллюстраций с подробными подписями к ним.

Издание адресовано студентам младших курсов биологических и медицинских специальностей, школьным учителям и преподавателям вузов при подготовке лекций и семинаров, а также старшеклассникам, интересующимся предметом и изучающим его на профильном уровне.

УДК 577  
ББК 28.05

---

*Учебное издание*

Серия: «Лучший зарубежный учебник»

**Альбертс Брюс  
Брей Деннис  
Хопкин Карен и др.**

### **ОСНОВЫ МОЛЕКУЛЯРНОЙ БИОЛОГИИ КЛЕТКИ**

Ведущий редактор канд. биол. наук *В. В. Гейдебрехт*. Редактор канд. биол. наук *Т. В. Липина*

Художник *Н. А. Новак*

Технический редактор *Е. В. Денюкова*

Компьютерная верстка: *Т. Э. Внукова*

Подписано в печать 12.03.15. Формат 60×90/8.

Усл. печ. л. 96,00. Тираж 1000 экз. Заказ

Издательство «БИНОМ. Лаборатория знаний»

125167, Москва, проезд Аэропорта, д. 3

Телефон: (499) 157-5272, e-mail: binom@Lbz.ru, <http://www.Lbz.ru>

---

ISBN 978-5-9963-0542-1

© 2010 by Bruce Alberts, Dennis Bray, Karen Hopkin, Alexander Johnson, Julian Lewis, Martin Raff, Keith Roberts, and Peter Walter  
Все права защищены.  
Авторизованный перевод англоязычного издания, опубликованного Garland Science, входящим в Taylor & Francis Group LLC.  
© БИНОМ. Лаборатория знаний, 2015

# Содержание

<b>Предисловие редакторов перевода</b>	<b>5</b>	Цитоплазма находится в постоянном движении	33
<b>Предисловие авторов</b>	<b>6</b>	Эукариотические клетки, вероятно, приобрели свои признаки из-за перехода к хищничеству	34
<b>Благодарности</b>	<b>8</b>	МОДЕЛЬНЫЕ ОРГАНИЗМЫ	37
<b>Ресурсы для студентов и преподавателей</b>	<b>9</b>	Молекулярные биологи сосредоточились на изучении <i>Esherichia coli</i>	37
<b>Краткое оглавление и особые разделы</b>	<b>11</b>	Пекарские дрожжи — простая модельная эукариотическая клетка	37
<b>Глава 1. Общее представление о клетках</b>	<b>13</b>	<i>Arabidopsis thaliana</i> был избран модельным объектом среди 300 000 видов цветковых растений	38
ЕДИНСТВО И МНОГООБРАЗИЕ КЛЕТОК	13	Главные модельные объекты среди животных — муха, круглый червь, мышь, рыба и человек	39
Клетки очень разнообразны по форме и функциям	13	Делись или умри	39
Все клетки схожи по химическому составу	15	Ближайший родственник	40
Все клетки современных организмов, видимо, произошли от одной предковой клетки	16	Чтение генов	41
Гены обеспечивают инструкции, определяющие форму, функции и сложное поведение клеток	16	Сравнение нуклеотидных последовательностей геномов выявило сходство всех живых организмов	43
КЛЕТКИ ПОД МИКРОСКОПОМ	17	ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ	45
Изобретение светового микроскопа привело к открытию клеток	17	ВОПРОСЫ В КОНЦЕ ГЛАВЫ	45
Под микроскопом можно увидеть клетки, органеллы и даже отдельные молекулы	20	<b>Глава 2. Химический состав клеток</b>	<b>47</b>
ПРОКАРИОТИЧЕСКАЯ КЛЕТКА	24	ХИМИЧЕСКИЕ СВЯЗИ	47
Прокариотические клетки наиболее разнообразны по биохимическим свойствам	25	В клетках можно встретить только некоторые разновидности атомов	47
Мир прокариот включает два царства: бактерии и археи	26	Электроны внешнего уровня определяют химические взаимодействия атомов	49
ЭУКАРИОТИЧЕСКАЯ КЛЕТКА	26	Ионные связи образуются путем обретения и потери электронов	51
Клеточное ядро — хранилище генетической информации	27	Ковалентные связи формируются при обобществлении электронов	52
Митохондрии извлекают из пищи энергию для жизненных нужд клетки	28	Ковалентные связи различаются по силе	53
Хлоропласты используют энергию солнечного света	29	Существуют разные типы ковалентных связей	53
Внутренние мембраны создают внутриклеточные компартменты с разными функциями	30	Электростатическое притяжение помогает сближению молекул в клетках	54
Цитозоль — концентрированный водный гель из крупных и мелких молекул	32	Молекулы воды образуют друг с другом водородные связи	55
Цитоскелет отвечает за клеточную подвижность	32		



Некоторые полярные молекулы проявляют в водных растворах кислотные и основные свойства	55	Константа равновесия характеризует силу межмолекулярных взаимодействий	99
МОЛЕКУЛЫ В КЛЕТКАХ	57	Для последовательных реакций изменения свободной энергии суммируются	100
Клетки состоят из соединений углерода	57	Быстрая диффузия позволяет ферментам взаимодействовать с субстратами	100
Клетки содержат четыре основных класса малых органических молекул	57	$V_{\max}$ и $K_M$ служат мерой быстродействия ферментов	102
Сахара служат источниками энергии для клеток и мономерами полисахаридов	58	Скорость	103
Жирные кислоты служат компонентами клеточных мембран	59	Контроль	104
Аминокислоты — мономеры белков	61	Дизайн	105
Нуклеотиды — мономеры ДНК и РНК	62	АКТИВИРОВАННЫЕ МОЛЕКУЛЫ-ПЕРЕНОСЧИКИ И БИОСИНТЕЗ	106
МАКРОМОЛЕКУЛЫ В КЛЕТКАХ	63	Образование активированных переносчиков сопряжено с энергетически выгодными реакциями	106
Для макромолекул характерна определенная последовательность мономеров	64	АТФ — самая распространенная активированная молекула-переносчик	107
Нековалентные связи определяют точную форму макромолекул	67	Энергия, запасенная в АТФ, может расходоваться на соединение молекул между собой	108
Нековалентные связи позволяют макромолекуле избирательно связывать другие молекулы	67	НАД·Н и НАДФ·Н — важные переносчики электронов	108
ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ	69	Клетки используют множество других активированных молекул-переносчиков	110
ВОПРОСЫ В КОНЦЕ ГЛАВЫ	69	Синтез биополимеров требует затрат энергии	112
<b>Глава 3. Энергия, катализ и биосинтез</b>	<b>85</b>	ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ	114
ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭНЕРГИИ КЛЕТКАМИ	86	ВОПРОСЫ В КОНЦЕ ГЛАВЫ	114
Упорядоченность биосистем возможна благодаря высвобождению клетками тепловой энергии	87	<b>Глава 4. Структура и функции белков</b>	<b>117</b>
Фотосинтезирующие организмы используют энергию света для синтеза органических молекул	88	ФОРМА И СТРОЕНИЕ БЕЛКОВЫХ МОЛЕКУЛ	117
Клетки получают энергию за счет окисления органических молекул	90	Форма белка задается его аминокислотной последовательностью	119
Окисление и восстановление — результат переноса электронов	91	Реализуемая укладка белка соответствует состоянию с наименьшей энергией	122
СВОБОДНАЯ ЭНЕРГИЯ И КАТАЛИЗ	92	Геометрия белковых молекул очень сложна и разнообразна	123
Ферменты снижают энергию активации, что позволяет химическим реакциям протекать в клетках	92	Типовые паттерны укладки белков — $\alpha$ -спираль и $\beta$ -слой	126
Осуществимость химической реакции зависит от того, как меняется в ходе нее свободная энергия	94	В биологических структурах часто встречаются спирали	126
Концентрации реагентов и конечных продуктов влияют на изменение свободной энергии и направление реакции	95	$\beta$ -Слои формируют жесткую основу многих белковых молекул	130
Изменение стандартной свободной энергии позволяет сравнивать энергетику различных химических реакций	95	Белки имеют несколько уровней укладки	130
Клетки существуют в химически неравновесном состоянии	95	Лишь некоторые из множества возможных белковых цепей имеют полезные свойства	131
Константа равновесия прямо пропорциональна $\Delta G^\circ$	98	Белки группируются в семейства	132
В сложных реакциях константа равновесия зависит от концентраций всех исходных веществ и продуктов	99	Крупные белковые молекулы часто содержат несколько полипептидных цепей	132
		Белковые молекулы могут формировать нити, листы и сферы путем самосборки	134

Молекулы некоторых белков имеют вытянутую нитевидную форму	135
Внеклеточные белки часто стабилизированы межмолекулярными ковалентными связями	136
КАК РАБОТАЮТ БЕЛКИ	136
Все белки участвуют в межмолекулярных взаимодействиях	137
Сайты связывания особенно разнообразны у антител	138
Ферменты — это мощные специфичные катализаторы	139
Описание механизма работы фермента на примере лизоцима	142
Большинство лекарств — ингибиторы ферментов	145
Прочно связанные с белками малые молекулы придают им дополнительные функции	145
КАК РЕГУЛИРУЕТСЯ РАБОТА БЕЛКОВ	146
Каталитическую активность ферментов часто регулируют другие молекулы	146
У аллостерических ферментов есть взаимозависимые сайты связывания	147
Фосфорилирование может регулировать активность белка, меняя его конформацию	148
ГПФ-связывающие белки тоже регулируются путем циклического присоединения и отделения фосфата	149
Гидролиз нуклеотидов позволяет моторным белкам обеспечивать клеточную подвижность	150
Крупные комплексы из большого числа белков функционируют в качестве белковых машин	151
Ковалентные модификации белков контролируют местонахождение белковых молекул и сборку белковых комплексов	152
КАК ИЗУЧАЮТ БЕЛКИ	152
«Отпечатки пальцев»	153
Рентгеноструктурный анализ	154
Ядерный магнитный резонанс	156
Клетки можно выращивать в культуре	157
Современные методы очистки позволяют получать высококачественные препараты белков из клеточных гомогенатов	158
Почти любой белок можно получить в больших количествах благодаря возможностям геной инженерии	159
Автоматизация исследований структуры и функции белков ускоряет научный прогресс	164
ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ	164
ВОПРОСЫ В КОНЦЕ ГЛАВЫ	165

<b>Глава 5. ДНК и хромосомы</b>	<b>167</b>
СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ДНК	168
Молекула ДНК состоит из двух комплементарных цепей нуклеотидов	168
Послания от мертвых	169
Надувая мыльные пузыри	170
Коктейль из вирусов	171
Строение ДНК обеспечивает механизм наследственности	174
СТРУКТУРА ЭУКАРИОТИЧЕСКИХ ХРОМОСОМ	174
ДНК эукариот упакована в несколько хромосом	175
Хромосома содержит множество линейно расположенных генов	176
Состояние хромосом изменяется в течение жизни клетки	177
Интерфазные хромосомы занимают определенные области внутри ядра	179
ДНК в хромосомах высококонденсирована	180
Нуклеосомы — основные единицы укладки ДНК в хромосомах эукариот	180
Существуют разные уровни укладки ДНК в хромосомах	182
РЕГУЛЯЦИЯ СТРУКТУРЫ ХРОМОСОМ	183
Изменение структуры нуклеосом обеспечивает доступ ферментов к ДНК	183
Интерфазные хромосомы содержат конденсированные и более рыхлые участки хроматина	185
Изменение структуры хроматина может наследоваться	186
ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ	187
ВОПРОСЫ В КОНЦЕ ГЛАВЫ	188
<b>Глава 6. ДНК: репликация, репарация и рекомбинация</b>	<b>191</b>
РЕПЛИКАЦИЯ ДНК	192
Спаривание оснований позволяет ДНК реплицироваться	192
Синтез ДНК начинается в ориджинах репликации	193
Синтез новой ДНК происходит в репликативных вилках	196
Репликативная вилка асимметрична	197
ДНК-полимеразы могут исправлять за собой ошибки	198
Небольшие фрагменты РНК играют роль затравок при синтезе ДНК	199
Белки репликативной вилки кооперируются, формируя единый репликативный аппарат	201

Теломераза реплицирует концы эукариотических хромосом	203	Инициация транскрипции эукариотических генов — сложный процесс	228
РЕПАРАЦИЯ ДНК	203	Для работы эукариотической РНК-полимеразы требуются универсальные факторы транскрипции	228
Мутации могут иметь серьезные последствия для организма	204	У эукариот в ядре одновременно происходит синтез и процессинг РНК	230
Система репарации неспаренных нуклеотидов удаляет ошибки, допущенные репликативным аппаратом	205	Эукариотические гены прерываются некодирующими последовательностями	230
ДНК в клетках постоянно испытывает повреждающие воздействия	206	Интроны удаляются при сплайсинге РНК	232
Репарация ДНК поддерживает стабильность генов	208	Зрелые РНК эукариот избирательно экспортируются из ядра	233
Двухцепочечные разрывы могут быть репарированы быстро, но неточно	209	Молекулы мРНК в клетке рано или поздно расщепляются	234
Сведения о точности репликации и репарации ДНК сохранились в последовательностях геномов	210	Вероятно, в генах общих предков современных организмов содержались интроны	234
ГОМОЛОГИЧНАЯ РЕКОМБИНАЦИЯ	210	ОТ РНК К БЕЛКУ	235
Для гомологичной рекомбинации необходимы протяженные участки со схожими последовательностями	211	Каждая аминокислота в белке кодируется тремя последовательно расположенными нуклеотидами мРНК	235
Двухцепочечные разрывы могут быть безошибочно репарированы при помощи гомологичной рекомбинации	211	Молекулы тРНК обеспечивают соответствие аминокислот кодонам мРНК	236
Гомологичная рекомбинация обеспечивает обмен генетической информацией во время мейоза	212	Обойтись без клеток	237
МОБИЛЬНЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ И ВИРУСЫ	213	Поддельные послания (РНК)	237
В мобильных генетических элементах закодированы компоненты, необходимые для их передвижения	213	Ловля триплетов	239
Геном человека содержит два больших семейства мобильных элементов	214	Специфичные ферменты связывают тРНК с нужной аминокислотой	240
Вирусы — полностью мобильные генетические элементы, способные перемещаться из клетки в клетку	215	Расшифровка генетической информации происходит в рибосомах	241
Ретровирусы обращают нормальное направление передачи генетической информации вспять	216	Рибосомы — это рибозимы	243
ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ	218	В мРНК есть кодоны, служащие сигналами начала и окончания синтеза белка	244
ВОПРОСЫ В КОНЦЕ ГЛАВЫ	218	Белки синтезируются на полирибосомах	246
<b>Глава 7. От ДНК к белку: как клетки реализуют генетическую информацию</b>	<b>221</b>	Ингибиторы синтеза белка в прокариотических клетках используются в качестве антибиотиков	247
ОТ ДНК К РНК	222	Строго регулируемая деградация белков обеспечивает поддержание необходимого их количества в клетке	247
Участки последовательностей ДНК транскрибируются в РНК	222	Существует несколько этапов реализации генетической информации на пути от ДНК к белку	248
При транскрипции образуются молекулы РНК, комплементарные одной из цепей ДНК	222	РНК И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЖИЗНИ	249
В клетках образуются разные типы молекул РНК	225	Для существования жизни необходим автокатализ РНК могут и хранить генетическую информацию, и катализировать химические реакции	250
РНК-полимераза опознает сигнальные участки ДНК, обозначающие начало и конец транскрипции	226	Вероятно, РНК появилась до ДНК в ходе эволюции	251
		ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ	252
		ВОПРОСЫ В КОНЦЕ ГЛАВЫ	253



<b>Глава 8. Регуляция генной экспрессии</b>	<b>255</b>	Ученые могут использовать РНК-интерференцию для выключения генов	275
ОБЗОР ГЕННОЙ ЭКСПРЕССИИ	256	ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ	276
Различные типы клеток многоклеточного организма содержат одинаковую ДНК	256	ВОПРОСЫ В КОНЦЕ ГЛАВЫ	276
Различные типы клеток синтезируют разные наборы белков	256	<b>Глава 9. Как эволюционируют гены и геномы</b>	<b>279</b>
Клетка может изменять экспрессию своих генов в ответ на внешние сигналы	258	ВОЗНИКНОВЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ	279
Экспрессия генов может регулироваться на разных этапах пути от ДНК через РНК к белку	258	В организмах, размножающихся половым путем, потомству передаются только изменения, происходящие в зародышевой линии	280
КАК РАБОТАЮТ ПЕРЕКЛЮЧАТЕЛИ ТРАНСКРИПЦИИ	259	Точечные мутации вызываются сбоями нормальных механизмов копирования и поддержания ДНК	281
Транскрипцию контролируют белки, связывающиеся с регуляторными последовательностями ДНК	259	Точечные мутации могут изменять регуляцию гена	282
Переключатели транскрипции позволяют клеткам отвечать на изменения в окружающей среде	260	Дупликации участков ДНК приводят к возникновению семейств родственных генов	284
Репрессоры выключают гены, а активаторы включают	261	Эволюция семейства генов глобинов показывает, как дупликация и последующая дивергенция генов могут создавать белки, приспособленные к особенностям организма и его развития	284
Активатор и репрессор контролируют <i>Lac</i> -оперон	262	Эволюционная история многих видов включала полногеномные дупликации	286
У эукариот участки, необходимые для регуляции транскрипции определенных генов, могут находиться на большом расстоянии от этих генов	263	Новые гены могут возникать в результате удвоения экзона	286
Упаковка ДНК в нуклеосомы влияет на инициацию транскрипции	263	Новые гены могут также возникать в результате перемешивания экзонов	287
МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ, НЕОБХОДИМЫЕ ДЛЯ СОЗДАНИЯ РАЗНЫХ ТИПОВ СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫХ КЛЕТОК	264	Перемещения мобильных генетических элементов ускоряли эволюцию генома	287
Эукариотические гены регулируются комбинациями белков	265	Гены могут перемещаться между организмами в результате горизонтального переноса	288
Экспрессия нескольких генов может координироваться одним белком	265	ВОССТАНОВЛЕНИЕ СЕМЕЙНОГО ДРЕВА ВСЕХ ЖИВЫХ СУЩЕСТВ	289
В большом яйце	266	Генетические изменения, дающие селективное преимущество, сохраняются	289
Поиск белков	266	Геномы человека и шимпанзе имеют сходную структуру и последовательность	290
Исследуя ДНК	267	Функционально важные участки проявляются как островки с консервативной последовательностью ДНК	291
С помощью комбинаторного контроля могут создаваться различные типы клеток	269	Сравнение геномов показывает, что геномы позвоночных быстро приобретают и теряют ДНК	292
Стабильные паттерны генной экспрессии могут передаваться дочерним клеткам	270	Консервативность последовательности позволяет проследить даже самое далекое эволюционное родство	293
Формирование целого органа может запускаться одним регулятором транскрипции	271	ИЗУЧЕНИЕ ГЕНОМА ЧЕЛОВЕКА	295
ПОСТТРАНСКРИПЦИОННЫЙ КОНТРОЛЬ	272	Нуклеотидная последовательность генома человека показывает расположение наших генов	295
Рибопереключатели — экономичное решение для регуляции генов	272	Сигналы и осколки	297
Нетранслируемые участки мРНК могут управлять их трансляцией	273	Сопоставление меток	298
Малые регуляторные РНК контролируют экспрессию тысяч генов растений и животных	273	Число генов человека: обратный отсчет	298
РНК-интерференция позволяет уничтожить чужеродные двуцепочечные РНК	274		

Ускоренные изменения консервативных последовательностей в геномах помогают узнать, что делает человека человеком	299	С помощью генетических методов можно выявить функцию гена	328
Изменчивость генома человека — одна из причин индивидуальности	299	Животных можно генетически модифицировать	329
Геном человека содержит обилие информации, которую еще только предстоит расшифровать	300	РНК-интерференция — простой способ изучения функции гена	331
ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ	301	Трансгенные растения важны для клеточной биологии и сельского хозяйства	331
ВОПРОСЫ В КОНЦЕ ГЛАВЫ	302	ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ	332
		ВОПРОСЫ В КОНЦЕ ГЛАВЫ	333
<b>Глава 10. Анализ генов и геномов</b>	<b>305</b>	<b>Глава 11. Строение мембраны</b>	<b>337</b>
МАНИПУЛЯЦИИ С МОЛЕКУЛАМИ ДНК И ИХ ИЗУЧЕНИЕ	306	липидный бислой	339
Рестрикционные нуклеазы разрезают молекулы ДНК в специфичных сайтах	307	Мембранные липиды формируют в воде бислой	339
Гель-электрофорез позволяет разделять молекулы ДНК разной длины	307	Липидный бислой — двумерная жидкость	342
Гибридизация — чувствительный метод определения специфических нуклеотидных последовательностей	308	Текучесть липидного бислоя зависит от его состава	343
Гибридизацию проводят с помощью ДНК-зондов, предназначенных для обнаружения данной нуклеотидной последовательности	308	Липидный бислой асимметричен	344
КЛОНИРОВАНИЕ ДНК	310	Асимметрия липидного бислоя сохраняется при транспорте мембран	345
С помощью ДНК-лигаз соединяют фрагменты ДНК, получая рекомбинантные молекулы ДНК	310	МЕМБРАННЫЕ БЕЛКИ	345
Рекомбинантные молекулы ДНК могут копироваться в бактериальных клетках	310	Мембранные белки связываются с липидным бислоем разными способами	346
Для клонирования ДНК используют специальные плазмидные векторы	311	Полипептидные цепочки обычно пересекают бислой в виде $\alpha$ -спиралей	347
Гены можно выделить из библиотек ДНК	312	Мембранные белки можно выделить с помощью детергентов и очистить	348
Библиотеки кДНК отражают состав мРНК определенных тканей	314	Детальная структура известна для немногих мембранных белков	349
С помощью полимеразной цепной реакции можно амплифицировать определенный фрагмент ДНК	316	Плазматическая мембрана укреплена клеточным кортексом	351
РАСШИФРОВКА И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ	319	Клетки могут ограничивать подвижность мембранных белков	352
ДНК можно быстро секвенировать	319	Поверхность клеток покрыта углеводами	353
Можно создавать совершенно новые молекулы ДНК	321	Атака FRAP	354
С помощью клонирования ДНК можно получать большие количества редких белков	321	Поодиночке	354
Метод дробовика	322	Освобожденные из клеток	355
Репортерные гены и гибридизация <i>in situ</i> позволяют определить, когда и где экспрессируется данный ген	324	ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ	356
Клон за клоном	325	ВОПРОСЫ В КОНЦЕ ГЛАВЫ	357
А теперь все вместе	325		
Гибридизация на ДНК-микрочипах позволяет следить за экспрессией тысяч генов одновременно	327	<b>Глава 12. Мембранный транспорт</b>	<b>359</b>
		ОСНОВНЫЕ МЕХАНИЗМЫ МЕМБРАННОГО ТРАНСПОРТА	360
		Концентрации ионов внутри и снаружи клетки резко различаются	360
		Липидный бислой непроницаем для многих растворенных веществ и ионов	360
		Существует две группы мембранных транспортных белков — каналы и переносчики	361
		Растворенные вещества перемещаются через мембраны путем пассивного или активного транспорта	362

БЕЛКИ-ПЕРЕНОСЧИКИ И ИХ ФУНКЦИИ	362	Медиатор-зависимые ионные каналы — главные мишени психотропных веществ	387
Концентрационные градиенты и электрические силы обеспечивают пассивный транспорт	363	Синапсы позволяют человеку думать, действовать и запоминать	387
При активном транспорте растворенные вещества перемещаются против электрохимических градиентов	364	ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ	388
Клетки животных используют энергию гидролиза АТФ для выкачивания ионов натрия	365	ВОПРОСЫ В КОНЦЕ ГЛАВЫ	389
Работа $\text{Na}^+$ - $\text{K}^+$ -насоса зависит от временного присоединения фосфатной группы	366	<b>Глава 13. Как клетки получают энергию из пищи</b>	<b>391</b>
$\text{Na}^+$ - $\text{K}^+$ -насос помогает поддерживать осмотический баланс животных клеток	367	РАСЩЕПЛЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ САХАРОВ И ЖИРОВ	391
Внутриклеточная концентрация ионов $\text{Ca}^{2+}$ поддерживается на низком уровне за счет работы $\text{Ca}^{2+}$ -насосов	368	Молекулы пищи расщепляются в три стадии	392
При сопряженном транспорте белки-переносчики используют электрохимические градиенты для активного поглощения питательных веществ	368	Гликолиз — центральный путь синтеза АТФ	394
Грибы, растения и бактерии используют для мембранного транспорта градиенты $\text{H}^+$	370	Брожение обеспечивает синтез АТФ в отсутствие кислорода	395
ИОННЫЕ КАНАЛЫ И МЕМБРАННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ	372	Пример гликолиза показывает, как ферменты сопрягают окисление и запасание энергии	395
Ионные каналы обладают избирательностью и воротным механизмом	372	Сахара и жиры расщепляются в митохондриях до ацетилкофермента А	400
Ионные каналы осуществляют случайные переходы из открытого состояния в закрытое и обратно	373	В цикле лимонной кислоты за счет окисления ацетильных групп до $\text{CO}_2$ образуется НАД·Н	402
Различные стимулы вызывают открывание и закрывание ионных каналов	375	Измельченные ткани, странный катализ	403
Потенциал-зависимые ионные каналы реагируют на мембранный потенциал	375	Яд указывает на цикл	404
Мембранный потенциал зависит от проницаемости мембраны для определенных ионов	376	Многие пути биосинтеза начинаются с гликолиза или цикла лимонной кислоты	405
ИОННЫЕ КАНАЛЫ И ПЕРЕДАЧА СИГНАЛОВ НЕРВНЫМИ КЛЕТКАМИ	378	Объяснение загадочных усиливающих эффектов	405
Потенциалы действия используются для быстрой передачи сигнала на большие расстояния	379	Перенос электронов движет синтезом основной части АТФ в большинстве клеток	408
Потенциалы действия обычно возникают при открывании потенциал-зависимых натриевых каналов	380	РЕГУЛЯЦИЯ МЕТАБОЛИЗМА	409
Установка в действие	381	Реакции катаболизма и анаболизма взаимосвязаны и регулируются	409
В нервных окончаниях благодаря открыванию потенциал-зависимых кальциевых каналов электрический сигнал превращается в химический	382	Регуляция по принципу отрицательной обратной связи позволяет клеткам переключаться с расщепления глюкозы на ее биосинтез	410
Медиатор-зависимые каналы на клетках-мишенях превращают химические сигналы обратно в электрические	383	Клетки запасают молекулы пищи в специальных хранилищах для будущего использования	411
Пропускная способность канала связи	383	ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ	413
Нейроны получают возбуждающие и тормозные сигналы	385	ВОПРОСЫ В КОНЦЕ ГЛАВЫ	413
		<b>Глава 14. Производство энергии в митохондриях и хлоропластах</b>	<b>415</b>
		Клетки получают большую часть энергии за счет механизма, связанного с мембраной	415
		МИТОХОНДРИИ И ОКИСЛИТЕЛЬНОЕ ФОСФОРИЛИРОВАНИЕ	417
		Митохондрии имеют внешнюю мембрану, внутреннюю мембрану и два внутренних компартамента	418



В ходе цикла Кребса образуются высокоэнергетические электроны	419	и НАДФ·Н для превращения CO <sub>2</sub> в сахара	441
В хемиосмотическом процессе энергия передается от активированных молекул-переносчиков к АТФ	420	Сахара, образовавшиеся в цикле фиксации углерода, могут запасаться в виде крахмала или потребляться для производства АТФ	442
Электрон-транспортная цепь перекачивает протоны через внутреннюю мембрану митохондрии	420	ПРОИСХОЖДЕНИЕ ХЛОРОПЛАСТОВ И МИТОХОНДРИЙ	443
Перекачка протонов создает сильный электрохимический протонный градиент на внутренней мембране митохондрии	421	Окислительное фосфорилирование могло давать древним бактериям эволюционные преимущества	444
Электрохимический протонный градиент используется для синтеза АТФ	422	Фотосинтетические бактерии еще более нетребовательны к среде	445
Сопряженный транспорт через внутреннюю мембрану митохондрии также происходит за счет электрохимического протонного градиента	423	Образ жизни бактерии <i>Methanococcus</i> свидетельствует о древности происхождения процесса хемиосмотического сопряжения	446
С помощью окислительного фосфорилирования образуется почти вся клеточная АТФ	424	ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ	447
Быстрое превращение АДФ в АТФ в митохондриях поддерживает высокое соотношение АТФ/АДФ в клетках	425	ВОПРОСЫ В КОНЦЕ ГЛАВЫ	448
МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ТРАНСПОРТА ЭЛЕКТРОНОВ И ПЕРЕНОСА ПРОТОНОВ	425	<b>Глава 15. Внутриклеточные компартменты и внутриклеточный транспорт</b>	<b>451</b>
Протоны легко перемещаются за счет транспорта электронов	425	МЕМБРАННЫЕ ОРГАНЕЛЛЫ	451
Редокс-потенциал — мера сродства к электрону	426	Эукариотические клетки содержат одинаковый набор мембранных органелл	452
Предполагаемые интермедиаты	427	Мембранные органеллы возникли в ходе эволюции разными путями	453
Использование силы	427	СОРТИРОВКА БЕЛКОВ	455
Искусственное производство АТФ	428	Белки импортируются в органеллы тремя способами	455
Переносы электронов высвобождают большие количества энергии	429	Сигнальные последовательности направляют белки в нужный компартмент	456
Металлы, связанные с белками, формируют универсальные переносчики электронов	429	Белки попадают в ядро через ядерные поры	456
Цитохромоксидаза катализирует восстановление молекулярного кислорода	432	Белки разворачиваются для попадания в митохондрии и хлоропласты	458
Механизм перекачки протонов можно изучать на атомарном уровне	433	Белки попадают в эндоплазматическую сеть в процессе синтеза	459
Дыхание потрясаяще эффективно	433	Растворимые белки попадают в полость ЭПС	460
ХЛОРОПЛАСТЫ И ФОТОСИНТЕЗ	434	Старт- и стоп-сигналы определяют расположение трансмембранных белков в липидном бислое	461
Хлоропласты напоминают митохондрии, но обладают дополнительным компартментом	434	ВЕЗИКУЛЯРНЫЙ ТРАНСПОРТ	462
Хлоропласты улавливают энергию солнечного света и используют ее для фиксации углерода	436	Транспортные везикулы переносят растворимые белки и мембраны между компартментами	462
Солнечный свет поглощают молекулы хлорофилла	437	Отпочковывание везикул вызывается образованием белковой оболочки	463
Возбужденные молекулы хлорофилла направляют энергию в реакционный центр	437	Слияние пузырьков зависит от связывающих белков и SNARE	465
Энергия света нужна для синтеза как АТФ, так и НАДФ·Н	439	СЕКРЕТОРНЫЙ ПУТЬ	466
Хлоропласты могут регулировать свою продукцию АТФ	441	Большинство белков ковалентно модифицируются в ЭПС	466
При фиксации углерода используются АТФ		При транспорте из ЭПС контролируется качество белков	467
		Размеры ЭПС контролируются количеством	

проходящих через нее белков	468	РЕЦЕПТОРЫ, СОПРЯЖЕННЫЕ С G-БЕЛКАМИ	491
В аппарате Гольджи происходит дальнейшая модификация и сортировка белков	468	При стимуляции GPCR активируют субъединицы G-белков	491
Секреторные белки высвобождаются из клетки путем экзоцитоза	469	Некоторые G-белки напрямую регулируют ионные каналы	493
ЭНДОЦИТОЗНЫЙ ПУТЬ	470	Некоторые G-белки активируют связанные с мембраной ферменты	493
Специализированные клетки-фагоциты поглощают крупные частицы	471	Сигнальный путь, запускаемый цАМФ, может приводить к активации ферментов и включению генов	494
В пробирке	471	Сигнальный путь с участием инозитольных фосфолипидов приводит к повышению внутриклеточной концентрации ионов кальция	496
Спросите у дрожжей	471	Ионы кальция активируют многие биологические процессы	497
В кино	472	Внутриклеточные сигнальные каскады могут достигать удивительной скорости, чувствительности и приспособляемости	498
Жидкости и растворенные в них макромолекулы поглощаются путем пиноцитоза	473	РЕЦЕПТОРЫ С ФЕРМЕНТАТИВНОЙ АКТИВНОСТЬЮ	500
Рецептор-опосредованный эндоцитоз — особый способ поглощения веществ животными клетками	473	Активированные рецепторные тирозинкиназы мобилизуют комплекс внутриклеточных сигнальных белков	500
Поглощенные при эндоцитозе макромолекулы сортируются в эндосомах	474	Большинство рецепторных тирозинкиназ активируют мономерную ГТФазу Ras	501
Лизосомы — основные органеллы, осуществляющие внутриклеточное пищеварение	475	Рецепторные тирозинкиназы активируют PI-3-киназу, образуя на плазматической мембране липидные стыковочные сайты для белков	503
ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ	476	Выявление фосфорилирования	504
ВОПРОСЫ В КОНЦЕ ГЛАВЫ	477	Тесные взаимодействия	504
<b>Глава 16. Межклеточные взаимодействия</b>	<b>479</b>	Затор на сигнальном пути	505
ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ МЕЖКЛЕТОЧНОЙ СИГНАЛИЗАЦИИ	480	Кто за кем идет в пути	505
Сигналы могут действовать на малом или большом расстоянии	480	Некоторые рецепторы запускают быстрый переход белков в ядро	507
Каждая клетка отвечает на определенный набор сигналов в зависимости от своего состояния и предыстории	481	Многokлеточность и межклеточные взаимодействия независимо возникли в ходе эволюции у животных и растений	508
Клеточный ответ на сигнал может быть быстрым или медленным	484	Сети взаимодействующих протеинкиназ обобщают информацию при регуляции сложного поведения клеток	508
Некоторые гормоны проходят сквозь наружную мембрану и связываются с внутриклеточными рецепторами	484	ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ	510
Некоторые растворенные газы проникают в клетку через наружную мембрану и напрямую активируют внутриклеточные ферменты	486	ВОПРОСЫ В КОНЦЕ ГЛАВЫ	511
Рецепторы клеточной поверхности передают внеклеточные сигналы через внутриклеточные сигнальные пути	487	<b>Глава 17. Цитоскелет</b>	<b>513</b>
Некоторые внутриклеточные сигнальные белки действуют как внутриклеточные переключатели	488	ПРОМЕЖУТОЧНЫЕ ФИЛАМЕНТЫ	515
Рецепторы клеточной поверхности представлены тремя главными классами	489	Промежуточные филаменты похожи на прочные канаты	516
Рецепторы, сопряженные с ионными каналами, превращают химические сигналы в электрические	490	Промежуточные филаменты защищают клетки от механических повреждений	517

Ядерная оболочка подстлана сетью из промежуточных филаментов	518	<b>Глава 18. Клеточный цикл</b>	<b>547</b>
МИКРОТРУБОЧКИ	519	ОБЗОР СОБЫТИЙ КЛЕТОЧНОГО ЦИКЛА	548
Микротрубочки — полые трубки со структурно различающимися концами	520	Клеточный цикл эукариотической клетки подразделяется на четыре фазы	548
Центросома — главный центр организации микротрубочек в клетках животных	520	Система контроля клеточного цикла инициирует его основные события	549
Растущим микротрубочкам свойственна динамическая нестабильность	521	Механизмы контроля клеточного цикла сходны у всех эукариот	550
Микротрубочки существуют благодаря балансу между сборкой и разборкой	522	СИСТЕМА КОНТРОЛЯ КЛЕТОЧНОГО ЦИКЛА	550
Микротрубочки структурируют внутреннее содержимое клетки	523	Система контроля клеточного цикла включает Cdk — циклически активируемые протеинкиназы	550
Моторные белки осуществляют внутриклеточный транспорт	525	Активность Cdk регулируется фосфорилированием и дефосфорилированием	552
Органеллы двигаются вдоль микротрубочек	525	Назад к яйцу	552
Реснички и жгутики содержат стабильные микротрубочки, приводимые в движение динеином	526	Выдайте нам M	552
Кишащая цитоплазма	527	Выживание из ракушек	553
Ползающие трубочки	528	В кругу семьи	553
Свет! Камера! Мотор!	528	Различные комплексы циклин–Cdk запускают разные этапы клеточного цикла	554
АКТИНОВЫЕ ФИЛАМЕНТЫ	532	Система контроля клеточного цикла зависит от циклического протеолиза	554
Актиновые филаменты тонкие и гибкие	532	Белки, ингибирующие Cdk, могут останавливать клеточный цикл на особых «контрольно-пропускных пунктах» (чекпойнтах)	554
Актин и тубулин полимеризуются с помощью сходных механизмов	533	S-ПЕРИОД	556
Многие белки связывают актин и модифицируют его свойства	533	S–Cdk запускает удвоение ДНК и помогает заблокировать сверхрепликацию	556
В большинстве эукариотических клеток под плазматической мембраной находится богатый актином кортекс	534	Когезины удерживают вместе хроматиды каждой удвоенной хромосомы	556
Амебoidalное движение клеток зависит от актина	534	Один из «проверочных пунктов» предотвращает репликацию поврежденной ДНК	556
Актин связывается с миозином, формируя сократимые структуры	537	M-ФАЗА	558
Внешние сигналы контролируют сборку актиновых филаментов	537	M–Cdk вызывает вхождение в M-фазу и митоз	558
МЫШЕЧНОЕ СОКРАЩЕНИЕ	538	Конденсины помогают удвоенным хромосомам приобрести форму, удобную для деления	559
Мышечное сокращение обеспечивают пучки актина и миозина	538	Цитоскелет обеспечивает митоз и цитокинез	559
При мышечном сокращении пучки актина и миозина скользят друг по другу	539	M-фаза условно делится на шесть стадий	560
Мышечное сокращение запускается быстрым повышением концентрации ионов кальция в цитоплазме	542	МИТОЗ	560
Мышечные клетки разных органов выполняют особые функции	543	Центросомы удваиваются, помогая сформировать два полюса митотического веретена	560
ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ	544	Сборка митотического веретена начинается в профазе	561
ВОПРОСЫ В КОНЦЕ ГЛАВЫ	545	Хромосомы прикрепляются к митотическому веретену в прометафазе	561
		Хромосомы участвуют в сборке митотического веретена	565
		В метафазе хромосомы выстраиваются на экваторе клетки	566



Протеолиз запускает разделение сестринских хроматид и завершение митоза	566	Спаривание хромосом и рекомбинация обеспечивают правильную сегрегацию гомологов	589
Хромосомы расходятся к полюсам в анафазе	567	В результате второго деления мейоза образуются гаплоидные дочерние клетки	589
Неприкрепленные к веретену хромосомы блокируют разделение сестринских хроматид	568	Клетки, образующиеся в результате мейоза, содержат перетасованную генетическую информацию	590
Ядерная оболочка формируется заново в телофазе	568	При мейозе нередко происходят ошибки	592
ЦИТОКИНЕЗ	569	При оплодотворении восстанавливается полный диплоидный геном	593
Митотическое веретено определяет плоскость деления клетки	569	МЕНДЕЛЕВСКИЕ ЗАКОНЫ НАСЛЕДОВАНИЯ	593
Контрактивное кольцо животных клеток состоит из актина и миозина	570	Мендель изучал дискретные наследственные признаки	594
Цитокинез растительных клеток включает формирование новой клеточной стенки	571	Мендель смог опровергнуть альтернативные теории наследственности	595
Мембранные органеллы распределяются при делении между дочерними клетками	572	Опыты Менделя впервые выявили дискретный характер наследственности	596
КОНТРОЛЬ ЧИСЛА И РАЗМЕРОВ КЛЕТОК	572	Каждая гамета содержит один аллель данного гена	597
Апоптоз помогает регулировать число клеток у животных	572	Менделевские законы сегрегации аллелей приложимы ко всем организмам, размножающимся половым путем	598
Апоптоз опосредуется внутриклеточным протеолитическим каскадом	573	Аллели генов, отвечающих за разные признаки, наследуются независимо	599
Программа клеточной гибели регулируется внутриклеточными белками семейства Bcl2	575	Законы Менделя объясняются поведением хромосом при мейозе	600
Животным клеткам для выживания, роста и деления нужны внеклеточные сигналы	576	Кроссинговер можно использовать для определения порядка расположения генов в хромосомах	601
Животным клеткам нужны факторы выживания, чтобы избежать апоптоза	576	Мутации в генах могут вызывать потерю функции или ее избыток	601
Митогены стимулируют деление клеток	577	Каждый из нас — носитель множества потенциально вредных рецессивных мутантных аллелей	602
Факторы роста стимулируют рост клеток	579	ГЕНЕТИКА КАК НАУЧНЫЙ ИНСТРУМЕНТ	602
Некоторые внеклеточные сигнальные белки подавляют выживание, деление или рост клеток	579	При классическом подходе работу начинают со случайного индуцированного мутагенеза	604
ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ	580	Генетический скрининг позволяет выявить мутации, вызывающие нарушение определенного процесса в клетке	604
ВОПРОСЫ В КОНЦЕ ГЛАВЫ	581	Комплементационный тест позволяет установить, произошли ли две мутации в одном и том же гене	605
<b>Глава 19. Генетика и пол</b>	<b>583</b>	Однонуклеотидные полиморфизмы (SNP) служат маркерами при генетическом картировании	606
ПРЕИМУЩЕСТВА ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ	583	Создание карты	607
При половом размножении чередуются диплоидные и гаплоидные клетки	584	Сцепленные группы SNP позволяют выявить гаплотипы	608
Половое размножение дает организмам эволюционное преимущество	586		
МЕЙОЗ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ	586		
Гаплоидные клетки зародышевого пути образуются из диплоидных клеток путем мейоза	586		
При мейозе происходит спаривание гомологичных хромосом	587		
Между отцовской и материнской гомологичными хромосомами может происходить кроссинговер	588		

Установление взаимосвязей	609	ПОДДЕРЖАНИЕ ЦЕЛОСТНОСТИ ТКАНЕЙ И ИХ САМООБНОВЛЕНИЕ	632
Гаплотипы дают ключ к нашей эволюционной истории	610	Ткани состоят из смеси многих типов клеток	632
ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ	611	Различные ткани обновляются с разной скоростью	634
ВОПРОСЫ В КОНЦЕ ГЛАВЫ	612	Стволовые клетки — постоянный источник терминально дифференцированных клеток	634
<b>Глава 20. Многоклеточные сообщества: ткани, стволовые клетки и рак</b>	<b>615</b>	Для поддержания популяций стволовых клеток служат специальные сигналы	636
ВНЕКЛЕТОЧНЫЙ МАТРИКС И СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ	616	Стволовые клетки можно использовать для восстановления поврежденных тканей	637
Растительные клетки имеют жесткие клеточные стенки	617	С помощью терапевтического клонирования можно получать персонализированные эмбриональные стволовые клетки	638
Целлюлозные микрофибриллы придают растительной клеточной стенке прочность на разрыв	617	РАК	640
Соединительные ткани животных состоят в основном из внеклеточного матрикса	619	Раковые клетки размножаются, проникают сквозь ткани и образуют метастазы	640
Соединительным тканям животных прочность на разрыв придает коллаген	619	Эпидемиология выявляет причины онкологических заболеваний, в некоторых случаях позволяя их предотвратить	641
Клетки структурируют коллаген, который они секретируют	621	Онкологические заболевания возникают из-за накопления мутаций	642
Интегрины связывают внеклеточный матрикс с цитоскелетом клеток	621	Трансформированные клетки приобретают свойства, которые дают им конкурентное преимущество	643
Гели из полисахаридов и белков заполняют объем и противостоят сжатию	623	В развитии злокачественных опухолей принимают участие многие группы генов	644
ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ ПЛАСТЫ И МЕЖКЛЕТОЧНЫЕ КОНТАКТЫ	624	Виновны в соучастии	646
Эпителиальные клетки поляризованы и лежат на базальной пластинке	625	Бескрылые мухи	646
Плотные контакты препятствуют прохождению веществ между клетками эпителия и разделяют их на апикальную и базальную поверхности	626	Рак кишечника — иллюстрация того, как утрата функции гена может приводить к развитию злокачественной опухоли	646
Контакты, связанные с цитоскелетом, прочно соединяют эпителиальные клетки друг с другом и с базальной мембраной	626	Байки из склепа	648
Щелевые контакты позволяют клеткам обмениваться ионами и малыми молекулами	629	Изучение клеточной биологии трансформированных клеток позволяет разработать новые способы лечения	648
		ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ	650
		ВОПРОСЫ В КОНЦЕ ГЛАВЫ	651
		<b>Ответы</b>	<b>653</b>
		<b>Словарь</b>	<b>719</b>
		<b>Указатель терминов</b>	<b>751</b>