

# Содержание

<b>Об авторах</b> .....	<b>12</b>
Джейн Б. Рис	12
Лиза А. Урри	12
Майкл Л. Кейн	12
Стивен А. Вассерман	13
Питер В. Минорски	13
Роберт Б. Джексон	13
Нил А. Кэмпбел	14
Благодарности авторов	14
Рецензенты	16
От издательства	17
<b>Глава 1. Эволюция, основные темы биологии и методы научного исследования</b> .....	<b>18</b>
Познавая жизнь	18
1.1. Изучая жизнь, мы выявляем ее основные признаки	21
Идея: на каждом уровне организации биологических систем возникают новые свойства	22
Идея: процесс жизни включает в себя экспрессию и передачу генетической информации	23
Идея: передача и превращение энергии и вещества — неотъемлемые свойства жизни	26
Идея: взаимодействия — это важный аспект биологических систем, от экосистемного до молекулярного уровня	27
Эволюция — ключевая концепция биологии	29
1.2. Эволюция — причина единства и разнообразия жизни	30
Классификация разнообразия жизни	30
Чарлз Дарвин и теория естественного отбора	33
Древо Жизни	34
1.3. Исследуя природу, ученые проводят наблюдения и формулируют и проверяют гипотезы	37
Проведение наблюдений	37
Постановка и проверка гипотез	38
Гибкость научного процесса	39
Пример научного исследования: изучение окраски шерсти в популяциях оленьих хомячков	41
Экспериментальные переменные и контроль	43
Научные теории	43
1.4. Совмещение разнообразных подходов и точек зрения обогащает науку	44
Стоя на плечах гигантов	44
Наука, технология и общество	46
Ценность различных точек зрения в науке	47
<b>1</b>	
<b>Химия жизни</b>	<b>53</b>
<b>Глава 2. Химический контекст жизни</b> .....	<b>55</b>
Связь химии с биологией	55

2.1. Вещество состоит из химических элементов в чистом виде и их сочетаний, называемых соединениями	56
Элементы и соединения	56
Модельное исследование: эволюция устойчивости к токсичным элементам	57
2.2. Свойства элемента зависят от строения его атомов	57
Элементарные частицы	58
Порядковый номер атома и атомная масса	58
Изотопы	59
Энергетические уровни электронов	60
Распределение электронов и химические свойства	63
Орбитали электрона	63
2.3. Строение и функции молекул зависят от химических связей между атомами	65
Ковалентные связи	65
Ионные связи	67
Слабые химические связи	69
Пространственная структура и функции молекул	70
2.4. Химические реакции создают и разрывают химические связи	71
<b>Глава 3. Вода и жизнь</b> .....	<b>76</b>
Универсальная молекула всего живого	76
3.1. Полярные ковалентные связи в молекуле воды ведут к возникновению водородных связей	77
3.2. Четыре эмерджентных свойства воды обеспечивают существование жизни на Земле	78
Когезия (сцепление) молекул воды	78
Теплоемкость воды	78
Температура и теплота	78
Вода и лед	81
Вода — растворитель, обеспечивающий жизнь	82
Возможна ли жизнь за пределами Земли?	84
3.3. Кислотно-щелочные условия среды сильно влияют на живые организмы	85
Кислоты и основания	85
Водородный показатель (pH)	86
Буферные растворы	87
Защелочивание океанов — угроза качеству воды	88
<b>Глава 4. Углерод и молекулярное разнообразие в живой природе</b> .....	<b>93</b>
Углерод — основа жизни	93
4.1. Органическая химия — наука, изучающая соединения углерода	94
Органические молекулы и зарождение жизни на Земле	94
4.2. Атомы углерода могут образовывать разнообразные соединения, связываясь с четырьмя другими атомами	95
Образование связей с атомом углерода	95
Молекулярное разнообразие за счет вариации в углеродном скелете	98

4.3. Ряд химических групп определяет функции молекул	101
Наиболее важные для жизни химические группы	101
АТФ — важный источник энергии для процессов в клетках	101
Химические элементы жизни: резюме	103
<b>Глава 5. Структура и функции больших биологических молекул.....</b>	<b>106</b>
Молекулы жизни	106
5.1. Макромолекулы — полимеры, построенные из мономеров	107
Синтез и распад полимеров	107
Многообразие полимеров	107
5.2. Углеводы служат в качестве топлива и строительных материалов	108
Сахара	108
Полисахариды	109
5.3. Липиды — группа разнообразных гидрофобных молекул	113
Жиры	114
Фосфолипиды	116
Стероиды	117
5.4. Структурное разнообразие белков обуславливает широкий спектр их функций	117
Мономеры белков — аминокислоты	118
Полипептиды (полимеры аминокислот)	119
Структура и функции белков	119
5.5. Нуклеиновые кислоты хранят и передают наследственную информацию, а также помогают ей проявиться	128
Роль нуклеиновых кислот	128
Компоненты нуклеиновых кислот	129
Полимеры нуклеотидов	129
Структура молекул ДНК и РНК	130
5.6. Геномика и протеомика перевели биологические исследования и их прикладное значение на новый уровень	132
ДНК и белки как измерительные ленты эволюции	132

## 2

### Клетка 139

<b>Глава 6. Экскурсия по клетке.....</b>	<b>141</b>
6.1. Биологи используют микроскопы и биохимические методы для изучения клеток	142
Микроскопия	142
Фракционирование клеток	145
6.2. Эукариотические клетки имеют внутренние мембраны, которые разделяют функциональные процессы	146
Сравнение прокариотических и эукариотических клеток	146
Панорамный вид эукариотической клетки	149
6.3. Генетические инструкции эукариотической клетки хранятся в ядре и исполняются рибосомами	150
Ядро: информационный центр	150
Рибосомы: белковые фабрики	154

6.4. Эндоплазматическая система клетки регулирует транспорт белков и осуществляет метаболические функции	154
Эндоплазматический ретикулум: биосинтетическая фабрика	155
Аппарат Гольджи: центр приема и отправки	156
Лизосомы: пищеварительные пузырьки	158
Вакуоли: компартменты различного содержания	159
Эндоплазматическая система: повторение пройденного	160
6.5. Митохондрии и хлоропласты конвертируют энергию из одной формы в другую	161
Эволюционное происхождение митохондрий и хлоропластов	161
Митохондрии: преобразование химической энергии	162
Хлоропласты: поглощение световой энергии	162
Пероксисомы: окисление	164
6.6. Цитоскелет — это сеть волокон, организующая клеточную структуру и процессы в клетке	165
Функции цитоскелета: поддержание формы и подвижность	165
Компоненты цитоскелета	166
6.7. Внеклеточный матрикс и межклеточные контакты помогают скоординировать клеточные процессы	171
Клеточные стенки растений	171
Внеклеточный матрикс (ВКМ) животной клетки	172
Клеточные контакты	173
Клетка — единица организации жизни, которая больше, чем просто сумма ее составных частей	174
<b>Глава 7. Структура и функции клеточных мембран.....</b>	<b>180</b>
На границе жизни	180
7.1. Клеточная мембрана — это жидкая мозаика из липидов и белков	181
“Текущая” мембран	182
Эволюционное многообразие мембранных липидов	183
Мембранные белки и их функции	183
Роль гликокаликса в межклеточных взаимодействиях	186
Асимметричность мембраны	186
7.2. Структура мембраны обуславливает избирательную проницаемость	186
Проницаемость липидного бислоя	187
Транспортные белки	187
7.3. Пассивный транспорт — это диффузия вещества через мембрану, осуществляемая без энергозатрат	188
Влияние осмоса на водный баланс	189
Облегченный транспорт: пассивный транспорт, ускоренный белками	191
7.4. При активном транспорте для перемещения веществ против градиента концентрации используется энергия	193
Активный транспорт невозможен без затраты энергии	193
Ионные насосы и мембранный потенциал	195
Котранспорт: сопряженный транспорт нескольких веществ посредством одного белка	196
7.5. Перемещение крупных частиц через мембрану осуществляется с помощью экзо- и эндоцитоза	197

Экзоцитоз	197
Эндоцитоз	197
<b>Глава 8. Общее представление о метаболизме ..203</b>	
Энергия жизни	203
8.1. Метаболизм живых организмов трансформирует материю и энергию согласно законам термодинамики	204
Химия жизни в метаболических путях	204
Формы энергии	204
Законы преобразования энергии	206
Второй закон термодинамики	206
Порядок и хаос в биологии	207
8.2. Изменение свободной энергии реакции говорит нам о том, может ли реакция протекать самопроизвольно	208
Изменение свободной энергии, $\Delta G$	208
Свободная энергия, стабильность и равновесие	209
Свободная энергия и метаболизм	209
Равновесие и метаболизм	211
8.3. Молекулы АТФ приводят в действие клеточные процессы путем сопряжения экзергонических и эндергонических реакций	212
Структура и гидролиз молекулы АТФ	213
Как гидролиз АТФ способствует осуществлению работы	214
Регенерация АТФ	214
8.4. Ферменты ускоряют метаболические реакции путем снижения энергетических барьеров	216
Энергетический барьер активации	216
Как ферменты ускоряют реакции	218
Субстратная специфичность ферментов	218
Катализ в активном центре фермента	220
Влияние локальных условий на активность ферментов	221
Эволюция ферментов	224
8.5. Регуляция активности ферментов помогает контролировать метаболизм	225
Аллостерическая регуляция ферментов	225
Локализация ферментов в клетке	227
Уровень 1: усвоение знаний	229
Уровень 2: применение знаний	230
Уровень 3: обобщение и анализ	230
<b>Глава 9. Эволюция, основные темы биологии и методы научного исследования .....231</b>	
Энергия жизни	231
9.1. Катаболические пути ведут к образованию энергии за счет окисления органических субстратов	232
Катаболические пути и производство АТФ	232
Окислительно-восстановительные реакции	233
Этапы клеточного дыхания: введение	237
9.2. В гликолизе химическая энергия запасается при окислении глюкозы до пирувата	238
9.3. За окислением пирувата следует цикл трикарбоновых кислот, которым завершается окисление органических соединений, идущее с высвобождением энергии	239
Окисление пирувата до ацетил-СоА	239
Цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса)	239
9.4. В процессе окислительного фосфорилирования хемиосмос сопрягает перенос электронов с синтезом АТФ	243

Путь переноса электронов	243
Хемиосмос — механизм сопряжения энергии	244
Расчет количества АТФ, получаемого в результате клеточного дыхания	247
9.5. Брожение и анаэробное дыхание позволяют клеткам синтезировать АТФ при отсутствии кислорода	250
Типы брожения	250
Сравнение брожения, анаэробного и аэробного дыхания	251
Эволюционное значение гликолиза	252
9.6. Гликолиз и цикл трикарбоновых кислот объединяют множество метаболических путей	253
Универсальность катаболизма	253
Биосинтез (анаболические пути)	254
Регуляция клеточного дыхания механизмами обратной связи	254
<b>Глава 10. Фотосинтез .....259</b>	
Процесс, питающий биосферу	259
10.1. Фотосинтез преобразует световую энергию в химическую энергию пищи	261
Хлоропласты: центры, где происходит фотосинтез у растений	261
Фотосинтез — окислительно-восстановительный процесс	263
Две стадии фотосинтеза: краткий обзор	263
10.2. Световые реакции переводят световую энергию в химическую энергию АТФ и НАДФН	265
Природа света	265
Фотосинтетические пигменты — рецепторы света	266
Возбуждение хлорофилла светом	268
Фотосистема: реакционный центр со светособирающими комплексами	268
Линейный (нециклический) транспорт электронов	270
Циклический транспорт электронов	272
Хемиосмос — механизм синтеза АТФ в хлоропластах и митохондриях	273
10.3. В цикле Кальвина химическая энергия АТФ и НАДФН используется для превращения $\text{CO}_2$ в сахара	275
10.4. В жарком и засушливом климате сформировались альтернативные механизмы фиксации углерода	277
Фотодыхание — пережиток эволюции?	277
$\text{C}_4$ -растения	278
САМ-растения	279
Значение фотосинтеза (обобщение)	284
<b>Глава 11. Клеточная коммуникация .....288</b>	
Клеточные сигналы	288
11.1. Внешние сигналы преобразуются в клеточные ответы	289
Эволюция клеточной сигнализации	289
Локальная и дистантная передача сигнала	290
Три стадии передачи сигнала (общие сведения)	292
11.2. Рецепция: сигнальная молекула связывается с рецепторным белком, вызывая изменение его конформации	293
Рецепторы на плазматической мембране	293
Внутриклеточные рецепторы	297

11.3. Трансдукция: каскады молекулярных взаимодействий передают сигналы от рецепторов к молекулам-мишеням в клетке	298
Пути трансдукции сигнала	298
Фосфорилирование и дефосфорилирование белков	298
Мелкие молекулы и ионы как вторичные посредники	299
Ионы кальция и инозитолтрифосфат (ИФ <sub>3</sub> )	301
11.4. Ответ: клеточная сигнализация ведет к регуляции транскрипции или процессов, происходящих в цитоплазме	303
Ядерные и цитоплазматические ответы	303
Регуляция ответа	304
11.5. Апоптоз объединяет множество сигнальных путей	308
Апоптоз у червя <i>Caenorhabditis elegans</i>	309
Апоптотические каскады и запускающие их сигналы	309
<b>Глава 12. Клеточный цикл.....</b>	<b>314</b>
Основные роли клеточного деления	314
12.1. Клеточное деление чаще всего приводит к возникновению двух идентичных дочерних клеток	315
Клеточная организация генетического материала	315
Распределение хромосом во время деления эукариотической клетки	316
12.2. Митотическая фаза чередуется в клеточном цикле с интерфазой	317
Фазы клеточного цикла	318
Веретено деления: детальный анализ	318
Цитокинез: детальный анализ	323
Бинарное деление бактерий	324
Эволюция митоза	325
12.3. Клеточный цикл эукариот регулируется молекулярной контрольной системой	325
Система контроля клеточного цикла	326
Потеря контроля клеточного цикла в раковых клетках	331

# 3

## Генетика

339

<b>Глава 13. Потомки получают гены от родителей путем наследования хромосом.....</b>	<b>341</b>
Вариации на тему	341
13.1. Потомки получают гены от родителей путем наследования хромосом	342
Наследование генов	342
Сравнение бесполого и полового размножения	342
13.2. Оплодотворение и мейоз чередуются в циклах полового размножения	343
Наборы хромосом в клетках человека	343
Что происходит с набором хромосом в течение жизненного цикла человека	345
Разнообразие циклов полового размножения	346
13.3. Мейоз уменьшает число наборов хромосом с диплоидного до гаплоидного	347
Стадии мейоза	347

Кроссинговер и конъюгация хромосом во время профазы I	348
Сравнение митоза и мейоза	351
13.4. Наследственная изменчивость, возникающая в результате полового размножения, способствует эволюции	354
Истоки наследственной изменчивости среди потомков	354
Эволюционное значение наследственной изменчивости в популяциях	356
<b>Глава 14. Мендель и идея гена .....</b>	<b>360</b>
Гены вытягивают из колоды	360
14.1. Мендель использовал научный подход, чтобы выявить два закона наследования	361
Экспериментальный и количественный подход Менделя	361
Закон расщепления	363
Закон независимого наследования признаков	368
14.2. Законами Менделя управляет теория вероятностей	370
Правила умножения и сложения вероятностей, применимые к моногибридному скрещиванию	370
Решение сложных генетических задач с использованием правил вероятности	371
14.3. Принципы наследования часто оказываются сложнее тех, которые предсказывает генетика Менделя	372
Применение генетики Менделя для одиночного гена	373
Использование генетики Менделя для двух или более генов	375
Природа и воспитание: воздействие окружающей среды на фенотип	377
Виды наследственности и изменчивости в генетике Менделя	378
14.4. Многие признаки у человека наследуются согласно законам Менделя	378
Анализ родословных	380
Рецессивные наследственные заболевания	381
Доминантные наследственные заболевания	384
Мультифакторные заболевания	385
Генетическое тестирование и консультирование	385
<b>Глава 15. Хромосомная теория наследования ....</b>	<b>393</b>
Расположение генов на хромосомах	393
15.1. Морган показал, что менделевское наследование физически обусловлено поведением хромосом (научное исследование)	395
Выбор экспериментального объекта	395
Обнаружение параллелизма между поведением аллелей и поведением пар хромосом	396
15.2. Гены, сцепленные с полом, наследуются особым образом	397
Хромосомные основы пола	397
Наследование X-сцепленных генов	399
Инактивация X-хромосомы у самок млекопитающих	400
15.3. Сцепленные гены, как правило, наследуются совместно, поскольку они расположены рядом друг с другом на одной хромосоме	401
Как сцепление влияет на наследование	401
Генетическая рекомбинация и сцепление	403

Определение расстояния между генами при помощи данных по рекомбинации (научное исследование)	407
15.4. Изменение числа хромосом и их структуры вызывает генетические расстройства	409
Аномальное число хромосом	409
Изменения в структуре хромосом	410
Заболевания человека, связанные с хромосомными перестройками	411
15.5. Некоторые типы наследования не подчиняются законам Менделя	413
Геномный импринтинг	413
Наследование генов органелл	414
<b>Глава 16. Молекулярные основы наследственности .....</b>	<b>419</b>
Жизнь: инструкция по эксплуатации	419
16.1. ДНК — это генетический материал	420
Поиск генетического материала (научное исследование)	420
Построение модели структуры ДНК (научное исследование)	424
16.2. При репликации и репарации ДНК множество белков работает совместно	427
Основной принцип: комплементарное спаривание азотистых оснований с матричной цепью	427
Репликация ДНК: детальный анализ	429
Обнаружение ошибок и репарация ДНК	435
Эволюционное значение изменений ДНК	436
Репликация концов молекулы ДНК	437
16.3. Хромосома содержит молекулу ДНК, упакованную вместе с белками	438
<b>Глава 17. Экспрессия генов: от гена к белку .....</b>	<b>445</b>
Поток генетической информации	445
17.1. Гены определяют структуру белков посредством транскрипции и трансляции	446
Данные исследований нарушений метаболизма	446
Нарушения питания у нейроспоры (научное исследование)	446
Основные принципы транскрипции и трансляции	449
Генетический код	450
17.2. Транскрипция — ДНК-зависимый синтез РНК (детальный анализ)	454
Молекулярные компоненты транскрипции	454
Синтез РНК-транскриптов	455
Элонгация цепи РНК	456
Терминация транскрипции	456
17.3. В клетках эукариот РНК подвергается модификации после транскрипции	456
Изменение концов мРНК	457
Прерывистые гены и сплайсинг РНК	457
17.4. Трансляция — РНК-зависимый синтез полипептида (детальный анализ)	460
Молекулярные компоненты трансляции	460
Синтез полипептида	463
Завершение синтеза белка и его отправка к месту назначения	466
Синтез множества полипептидов у бактерий и эукариот	469

17.5. Мутации в одном или нескольких нуклеотидах могут сильно повлиять на структуру и функции белка	470
Типы мутаций малого масштаба	472
Новые мутации и мутагенез	474
Возвращаясь к вопросу “Что такое ген?”	474
<b>Глава 18. Регуляция экспрессии генов.....</b>	<b>479</b>
Дифференциальная экспрессия генов	479
18.1. Бактерии часто отвечают на изменение внешних условий за счет регуляции транскрипции	480
Оперон: основные положения	481
Репрессируемые и индуцируемые опероны: два типа отрицательной регуляции генов	482
Положительная регуляция генов	484
18.2. Экспрессия генов у эукариот регулируется на многих уровнях	485
Дифференциальная экспрессия генов	485
Регуляция структуры хроматина	485
Регуляция инициации транскрипции	488
Механизмы посттранскрипционной регуляции	494
18.3. Некодирующие РНК выполняют множество функций в регуляции экспрессии генов	496
Воздействие микроРНК и малых интерферирующих РНК на матричную РНК	496
Влияние нкРНК на перестройки хроматина	497
Эволюционное значение малых нкРНК	499
18.4. Программа дифференциальной экспрессии генов приводит к формированию различных типов клеток многоклеточного организма	499
Генетическая программа эмбрионального развития	499
Цитоплазматические детерминанты и индуктивные сигналы	500
Последовательное регулирование экспрессии генов в ходе дифференцировки клеток	501
Формирование паттернов: создание плана тела	503
18.5. В результате генетических изменений, влияющих на контроль клеточного цикла, развивается рак	508
Типы генов, ассоциированных с раком	508
Вмешательство в нормальные сигнальные пути клетки	509
Многоступенчатая модель развития рака	511
Наследственная предрасположенность и экологические факторы, способствующие заболеванию раком	512
Роль вирусов в развитии рака	514
<b>Глава 19. Вирусы.....</b>	<b>519</b>
Жизнь взаимы	519
19.1. Вирус состоит из нуклеиновой кислоты, окруженной белковой оболочкой	520
Открытие вирусов (научное исследование)	520
Структура вирусов	521
19.2. Вирусы реплицируются только в клетках организма-хозяина	523
Общие черты репликативных циклов вирусов	523
Репликативные циклы фагов	524
Репликативные циклы вирусов животных	526
Эволюция вирусов	529

19.3. Вирусы, вириды и прионы — грозные патогены животных и растений	531	Количество генов	584
Вирусные болезни животных	531	Плотность генов и некодирующая ДНК	585
Возникающие вирусы	532	21.4. Геномы многоклеточных эукариот содержат множество некодирующих последовательностей ДНК и мультигенных семейств	585
Вирусные заболевания растений	534	Транспозоны и родственные последовательности	586
Вириды и прионы: простейшие инфекционные агенты	535	Другие ДНК-повторы, включая тандемные повторы	588
<b>Глава 20. ДНК-инструменты и биотехнология.....</b>	<b>538</b>	Гены и мультигенные семейства	589
ДНК-инструментарий	538	21.5. Дупликации, рекомбинации и мутационные изменения ДНК способствуют эволюции генома	590
20.1. Секвенирование и клонирование ДНК — ценные инструменты для генной инженерии и биологических исследований	539	Дупликации целых наборов хромосом	590
Секвенирование ДНК	539	Изменения структуры хромосом	591
Создание нескольких копий гена или другого фрагмента ДНК	542	Дупликация и дивергенция участков ДНК генного размера	592
Использование ферментов рестрикции для получения плазмиды с рекомбинантной ДНК	544	Перестановки частей генов: дупликация и перетасовка экзонов	594
Амплификация ДНК: полимеразная цепная реакция (ПЦР) и ее использование в клонировании ДНК	546	Как мобильные элементы вносят вклад в эволюцию генома	597
Экспрессия клонированных эукариотических генов	548	21.6. Сравнение геномных последовательностей дает ключи к пониманию процессов эволюции и развития	598
20.2. Биологи используют ДНК-технологии для изучения экспрессии и функционирования генов	549	Сравнивая геномы	598
Анализ экспрессии генов	550	Широко распространенная консервативность генов развития среди животных	602
Определение функции гена	554	<b>Приложение А. Ответы .....</b>	<b>608</b>
20.3. Клонированные организмы и стволовые клетки могут быть использованы для фундаментальных исследований и других приложений	556	<b>Приложение Б. Сравнение светового и электронного микроскопов ....</b>	<b>657</b>
Клонирование растений: одноклеточные культуры	556	<b>Приложение В. Классификация форм жизни .....</b>	<b>658</b>
Клонирование животных: ядерная трансплантация	557	<b>Приложение Г. Графики .....</b>	<b>659</b>
Стволовые клетки животных	560	<b>Предметный указатель .....</b>	<b>664</b>
20.4. Прикладные ДНК-технологии во многих отношениях влияют на нашу жизнь	563		
Применение в медицине	563		
Судебные доказательства и генетические профили	567		
Очистка окружающей среды	568		
Применение в сельском хозяйстве	569		
Безопасность и этические вопросы, поднимаемые ДНК-технологиями	570		
<b>Глава 21. Геномы и их эволюция .....</b>	<b>575</b>		
Читая листья древа жизни	575		
21.1. Проект “Геном человека” стал стимулом для развития более быстрых и дешевых технологий секвенирования	576		
21.2. Ученые используют биоинформатику для анализа геномов и их функций	578		
Централизованные ресурсы для анализа геномных последовательностей	578		
Идентификация белок-кодирующих генов и определение их функции	579		
Представление о генах и экспрессии генов на системном уровне	580		
21.3. Геномы различаются по размеру, числу генов и плотности их расположения	583		
Размер генома	583		