

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«НОВОСИБИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»**

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ГЕНЕТИКА

Учебное пособие

Новосибирск 2017

УДК 577.21+ 612.6.05 + 575.1

ББК 58

С28

Кафедра ветеринарной генетики и биотехнологии

Составитель: Себежко О.И., к.б.н., доц.

Рецензент: Тян Е.А., канд. биол. наук, доцент кафедры экологии НГАУ

Молекулярная генетика: учебное пособие/ сост. Себежко О.И.; Новосиб. гос. аграр. ун-т. – Новосибирск, 2017. – 119 с.

Учебное пособие предназначено для аспирантов очного и заочного отделения, обучающихся по программе «Генетика», Биологические науки 06.06.01

Изложены основные разделы курса «Молекулярная генетика». Приведены глоссарий, библиографический список, тесты и вопросы для самоконтроля и подготовки к зачёту.

Методические указания утверждены и рекомендованы к изданию учебно-методическим советом биолого-технологического факультета (протокол № 2 от 01.03 2017 г.).

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ГЕНЕТИКА

Введение:

Молекулярная генетика – область знаний, сформировавшаяся в середине XX века на стыке таких наук как молекулярная биология, генетика, биохимия, микробиология, биология и эволюционная биология в результате необычайно стремительного научного прогресса в данных дисциплинах, фундаментальных открытий в области молекулярных основ наследственности и разработке методов манипуляции генетическим материалом. Молекулярная генетика – это увлекательнейшая область научных исследований, касающихся молекулярных механизмов процессов, лежащих в основе биологической жизни и передачи генетического материала в ходе полового и бесполого размножения микроорганизмов, растений и животных.

Актуальность данной дисциплины обусловлена тем, что молекулярная генетика является одной из наиболее стремительно развивающихся областей биологии, открывающей новые горизонты знания, что дает исключительные возможности для совершенствования и создания принципиально новых методов и технологий. Достижения молекулярной генетики позволили осуществить настоящий прорыв в молекулярной и клеточной биотехнологии, перевернув представление человека о сущности процессов реализации генетической информации и передачи наследственного материала дочерним клеткам или потомкам и вооружив его инструментами для направленного изменения генома и управления его функционированием.

Молекулярная генетика является фундаментальной биологической дисциплиной, которая, тем не менее, имеет решающее значение в прогрессе биотехнологии. Молекулярная генетика изучает теоретические основы и практические методы оперирования генетическим материалом, что имеет колоссальное прикладное значение, поскольку позволяет конструировать рекомбинантные молекулы ДНК и генномодифицированные организмы,

совершенствуя штаммы-продуценты, а зачастую создавая новые уникальные технологии получения ценных продуктов.

Основной целью дисциплины является формирование и закрепление системного подхода при получении теоретических и практические знаний в области молекулярной генетики.

Дисциплина должна обеспечить аспирантам знание механизмов реализации и передачи генетического материала на молекулярном и клеточном уровнях, а также методы изменения генетического материала и конструирования трансгенных организмов с заданными свойствами (микроорганизмов, трансгенных животных и растений), модифицированных белков, ферментов, систем молекулярно-генетической диагностики, управления внутриклеточными процессами, метаболизмом в целом.

Перед дисциплиной “Молекулярная генетика” стоит целый ряд важных задач:

- обеспечить понимание молекулярно-генетических подходов для естественно-научного объяснения биологических явлений и фактов
- обеспечение системного изучения материала по основным проблемам молекулярной генетики;
- уметь использовать знания молекулярной генетики для нужд сельского хозяйства, медицины, биохимии, современной биотехнологии;
- обеспечить понимание молекулярно-генетических процессов, лежащих в основе передачи наследственного материала дочерним клеткам или потомкам, для направленного изменения генома и управления его функционированием;
- формирование знаний и умений по использованию современных генетических и молекулярно-генетических методов в решении теоретических и практических задач в области профилактики наследственной патологии у человека и животных.

Функция ДНК как наследственного материала.

Запись и хранение наследственного материала. Биологический код и его характеристика. Разнообразие белковых молекул определяется набором и порядком расположения аминокислот в полипептидных цепях. Именно эта последовательность аминокислот в пептидных цепях, определяя свойства белка, зашифрована в молекуле ДНК с помощью биологического кода. Уникальность молекул ДНК достигается различной последовательностью четырех нуклеотидов на нити ДНК. Как было установлено в эксперименте, кодирование отдельной аминокислоты осуществляется с помощью трех рядом стоящих нуклеотидов (триплетов) в полинуклеотидной цепи ДНК. Число возможных триплетов, которые образуются четырьмя нуклеотидами, соответствует $4^3 = 64$. Такого количества триплетов вполне достаточно, чтобы зашифровать 20 наиболее распространенных в природе аминокислот, входящих в состав белка. В работах Ниренберга и Очоа (1961 -1964 гг.), посвященных расшифровке биологического кода, было установлено, что из 64 триплетов 61 кодирует аминокислоты. Избыток кодирующих триплетов объясняется тем, что большинство аминокислот шифруется более чем одним (от 2 до 6) триплетом. Таким образом, расшифровка биологического кода показала, что он:

- Триплетен (одна аминокислота кодируется тремя рядом стоящими нуклеотидами);
- Специфичен (один и тот же триплет кодирует только одну определенную аминокислоту).
- Универсален (он применим для всех живых организмов);
- Вырожден (то есть одна и та же аминокислота может кодироваться несколькими различными триплетами);
- Однонаправлен (считывание информации происходит только в одном направлении);
- Неперекрываем (то есть каждый нуклеотид входит в состав только одного триплета и занимает в нем строго определенное место).

Редупликация (репликация) наследственного материала.

Одним из свойств наследственного материала является способность ДНК к самовоспроизведению (самоудвоению, авторепродукции). Для репликации ДНК требуется участие множества белков, которые быстро движутся вдоль ДНК и согласованно осуществляют процесс репликации с высокой точностью. Репликация включает несколько этапов:

1. Разрыв водородных связей между комплементарными азотистыми основаниями двух полинуклеотидных цепей осуществляет фермент ДНК-геликаза, расплетая двойную спираль ДНК.
2. ДНК-топоизомераза разрывает фосфодиэфирную связь в одной из полинуклеотидных цепей ДНК, снимая напряжение, вызываемое расплетением спирали и расхождение цепей в репликационной вилке.
3. Дестабилизирующие белки выпрямляют участок ДНК, растягивают цепи ДНК, не позволяя им сомкнуться, и делают азотистые основания свободными для связывания с комплементарными нуклеотидами.
4. В области репликационной вилки действуют ферменты ДНК-полимеразы: на ведущей (лидирующей) и отстающей (запаздывающей) цепях. На ведущей цепи ДНК-полимераза работает непрерывно, а на отстающей фермент время от времени прерывает и вновь возобновляет свою работу, используя короткие молекулы РНК-затравки, синтезируемые ферментом ДНК-праймазой.
5. ДНК-праймаза синтезирует одну РНК-затравку ("праймер") для лидирующей цепи и для каждого фрагмента ДНК (фрагмента Оказаки) в запаздывающей. У прокариот фрагменты Оказаки содержат от 1000-2000 нуклеотидов. У эукариот значительно короче - 100-200 нуклеотидов. Молекула ДНК-праймазы непосредственно связана с ДНК-геликазой, образуя структуру, называемую *прайсмосомой*, которая движется в направлении раскрытия репликационной вилки и по ходу движения синтезирует РНК-затравку для фрагментов Оказаки. В этом же направлении движется ДНК-полимераза ведущей цепи и ДНК-

полимераза отстающей цепи. Для этого, как полагают, последняя накладывает цепь ДНК, которая служит ей матрицей, саму на себя, что и обеспечивает разворот ДНК-полимеразы отстающей цепи на 180° . Согласованное движение двух ДНК-полимераз обеспечивает координированную репликацию обеих нитей. Репликация происходит путем непрерывного роста обеих новых цепей по мере перемещения репликационной вилки, при этом, так как две цепи в спирали ДНК антипараллельны, одна из дочерних цепей должна была бы расти в направлении $5' \rightarrow 3'$ концу, а другая - от $3' \rightarrow 5'$. В действительности, оказалось, что дочерние цепи растут только в направлении $5' \rightarrow 3'$, то есть всегда удлиняется $3'$ - конец затравки, а матрица считывается ДНК-полимеразой в направлении $3' \rightarrow 5'$.

6. РНК-затравка, не обладающая корректирующей активностью, отличается от новосинтезированной цепи ДНК, поскольку состоит из рибонуклеотидов и в дальнейшем удаляется с помощью специфической рибонуклеазы. Образовавшиеся бреши достраиваются комплементарными участками ДНК.
7. Соединение синтезированных фрагментов ДНК (фрагментов Оказаки) происходит с помощью фермента ДНК-лигазы в запаздывающей нити ДНК.

В процессе репликации синтез новых полинуклеотидных цепей осуществляется в соответствии с принципами комплементарности и антипараллельности. На каждой из двух ранее существовавших материнских полинуклеотидных цепей синтезируется комплементарная ей полинуклеотидная цепь. В результате репликации в дочерних молекулах ДНК одна полинуклеотидная цепь является вновь синтезированной, а другая - ранее входила в состав материнской молекулы ДНК. Такой способ синтеза называется полуконсервативным. Благодаря ему, обеспечивается точное воспроизведение в дочерних молекулах ДНК той информации, которая была

записана в материнской молекуле. Репликация осуществляется в синтетический период жизненного цикла клетки перед митозом и мейозом.

"Проблема концевой репликации" заключается в том, что все известные ДНК-полимеразы, являющиеся ключевыми ферментами сложного репликативного белкового комплекса, неспособны полностью реплицировать концы линейных молекул ДНК. Для того чтобы клетки не теряли при делении часть генетического материала, 3'-концы ДНК хромосом эукариот наращиваются перед каждым раундом репликации короткими повторяющимися последовательностями. Это осуществляется ферментами — *теломеразами*.

Генетический материал живых организмов имеет огромные размеры и реплицируется с высокой точностью. В среднем в процессе воспроизведения генома млекопитающего, состоящего из ДНК длиной 3 млрд. пар нуклеотидов, возникает не более трех ошибок. При этом ДНК синтезируется очень быстро (скорость ее полимеризации колеблется в пределах от 500 нуклеотидов/с. у бактерий, до 50 нуклеотидов/с. у млекопитающих). Высокая точность репликации, наряду с ее высокой скоростью, обеспечивается наличием специальных механизмов, осуществляющих коррекцию, т. е. устраняющих ошибки. Суть механизма коррекции заключается в том, что ДНК-полимеразы дважды проверяют соответствие каждого нуклеотида матрице: один раз перед включением его в состав растущей цепи и второй раз перед тем, как включить следующий нуклеотид. Очередная фосфодиэфирная связь синтезируется лишь в том случае, если последний (3'-концевой) нуклеотид растущей цепи ДНК образовал правильную уотсон-криковскую пару с соответствующим нуклеотидом матрицы.

Если же на предыдущей стадии реакции произошло ошибочное спаривание оснований, то дальнейшая полимеризация останавливается до тех пор, пока ошибка не будет исправлена. Для этого фермент перемещается в обратном направлении и вырезает последнее добавленное звено, после чего его место может занять правильный нуклеотид - предшественник.

Репаративный синтез ДНК.

В процессе жизнедеятельности под действием различных факторов в ДНК возникают повреждения, некоторые из них могут ликвидироваться благодаря репарации ДНК. Механизм репарации ДНК изучен на кишечной палочке. При воздействии на культуру кишечной палочки ультрафиолетовыми лучами на нити ДНК возникают повреждения - димеры (цитозин-цитозин, цитозин-тимин, чаще всего возникают димеры тимина, соединенные через атомы углерода и представляющие собой наиболее стойкие соединения).

Димеры тимина приводят культуру кишечной палочки к гибели, если ее поместить в темноту. На свету димеры тимина расщепляются под действием фермента на два тимина, тем самым, восстанавливая структуру ДНК, это явление называется световая фотореактивация. Исправляются повреждения, возникшие под действием ультрафиолетовых лучей. Повреждения, возникшие под влиянием других факторов (ионизирующая радиация, химические вещества и др.) исправляется в результате темновой фазы репарации. Она осуществляется в 5 этапов:

1. Фермент эндонуклеаза надрезает цепочку ДНК в месте возникновения повреждения.
2. Фермент нуклеаза вырезает поврежденный участок.
3. Фермент экзонуклеаза расширяет брешь.
4. ДНК-полимераза латает брешь, синтезируя участок ДНК комплементарно неповрежденной цепочке.
5. Ферменты лигазы сшивают вновь построенный участок со старым, и целостность ДНК восстанавливается.

Темновая репарация происходит во всех клетках на всех фазах жизненного цикла. У бактерий восстанавливается до 95% повреждений.

Темновая репарация обнаружена у высших организмов в культуре тканей. У человека известны заболевания, связанные с возникновением мутаций в генах, детерминирующих ферменты темновой репарации. В

настоящее время известно около 10 наследственных заболеваний с нарушением репарационных процессов в ДНК.

Пигментная ксеродерма - группа заболеваний, при которых отмечается повышенная чувствительность кожи к солнечным лучам (покраснение, пигментация, изъязвления, злокачественные образования). Это рецессивно-аутосомное заболевание. Фибробласты кожи больных людей более чувствительны к ультрафиолетовым лучам, чем фибробласты здоровых людей. Это связано с тем, что они обладают пониженной способностью выщеплять димеры тимина, следовательно, имеет место нарушение репарации на первом ее этапе, то есть произошла мутация в гене, кодирующем синтез ультрафиолетовой специфической эндонуклеазы. Возможны нарушения и на других этапах репарации ДНК или даже на нескольких этапах.

Атаксия - телеангиоэктазия (синдром Луи Бара) - прогрессирующая атаксия мозжечка с нарушением координации движений, телеангиоэктазия склер. В этом случае сильно запаздывает второй этап репарации - удаление поврежденных оснований молекулы ДНК. Панцитопения при гипо- и апластических анемиях. Поражены все ростки костного мозга. При этом заболевании нарушен третий этап темновой репарации - синтез экзонуклеазы, завершающей вырезание поврежденного участка ДНК.

Синдром Блума - сочетание недоразвития скелета, гипофизарной карликовости, гипогонадизма с врожденной телеангиоэктатической эритермой лица, участками гиперкератоза и гиперпигментации на туловище. Эти аномалии связаны с нарушением пострепликативного восстановления - 4, 5 этапов репарации.

На нити ДНК в структуре гена могут возникнуть и нерепарируемые изменения - генные или точковые мутации:

1. Миссенс-мутация. Связаны с заменой одного нуклеотида на другой. В результате такой мутации возникло заболевание серповидноклеточная анемия. У гомозиготных носителей этого гена в эритроцитах содержится

гемоглобин S, отличающийся от нормального гемоглобина. А только одной аминокислотой, потерявшей способность легко связываться с кислородом.

2. Нонсенс-мутация. Связана с образованием бессмысленных кодонов (УАА, УАГ, УГА).

3. Мутация со "сдвигом рамки". Наблюдаются при вставке или выпадении одного нуклеотида.

Выявлены механизмы, снижающие частоту фенотипического проявления мутаций и биологические антимуtagenные факторы:

1. триплетность и вырожденность генетического кода;
2. диплоидность (гетерозиготность) генотипа. Мутации чаще всего рецессивные и проявляются только в гомозиготном состоянии;
3. повторы генов на нити ДНК;
4. репаративные процессы;
5. метилирование ДНК (присоединение метильной группы СН₃ под действием фермента метилазы) предохраняет ДНК от действия рестриктаз (ферментов, расщепляющих ДНК). С возрастом процесс метилирования усиливается.

Обеспечение реализации наследственной информации. Роль РНК.

Наследственная информация, записанная с помощью генетического кода, хранится в молекуле ДНК. Процессы жизнедеятельности осуществляются в клетке на основе полученной информации, однако в этих процессах принимает участие не сама ДНК, а РНК, выполняющая роль посредника.

Рибонуклеиновые кислоты (РНК), присутствующие в клетках как прокариот, так и эукариот, бывают трех основных типов: информационная (матричная - мРНК), транспортная (тРНК) и рибосомальная (рРНК). В ядре клеток эукариот содержится РНК четвертого типа - гетерогенная ядерная РНК (гяРНК). В отличие от молекулы ДНК, РНК представляет собой одну полинуклеотидную цепь, включающую 4 разновидности нуклеотидов,

содержащих остаток фосфорной кислоты, сахар-рибозу и одно из четырех азотистых оснований - аденин, гуанин, цитозин и урацил.

Рибосомальная РНК (рРНК) входит в комплексе с белками в состав рибосом, функции которых непосредственно связаны с реализацией генетической информации при синтезе пептидных связей. Р-РНК образуется на матрице ДНК, в особых локусах - генах, отвечающих за ее синтез; тРНК - короткая (70-80 нуклеотидов) полинуклеотидная цепь, осуществляющая функцию транспорта аминокислот к месту сборки пептидной цепи - к рибосоме. Эти молекулы также синтезируются на матрице ДНК. Особенностью тРНК является пространственная конфигурация. Благодаря образованию водородных связей между комплементарными последовательностями нуклеотидов молекула образует три петли. Средняя петля несет три нуклеотида (антикодон) комплементарных определенному кодону в молекуле иРНК, шифрующему данную аминокислоту. Так как один из нуклеотидов антикодона содержит нетипичное основание, которое может комплементировать с любым основанием кодона, то одна и та же тРНК способна узнавать несколько кодонов, различающихся по одну (главным образом третьему) основанию. В связи с этим в цитоплазме встречается около 40 видов различных тРНК, способных переносить 20 аминокислот. К 3' концу молекулы тРНК прикрепляется определенная молекула аминокислоты. Все тРНК начинаются с фосфорилированного 5' -конца; первым основанием обычно является G. На 3' -конце всегда присутствуют три основания -ЦЦА и концевая гидроксильная группа (-ОН) - акцепторный конец. К этому концу присоединяется остаток аминокислоты. Прежде чем соединиться с тРНК, аминокислоты активируются. Активация аминокислот происходит при их взаимодействии с АТФ и образованием аминоациладенилата (активированная форма аминокислоты), который представляет собой смешанный ангидрид, образованный остатком фосфорной кислоты, АМФ и карбоксильной группой аминокислоты. С аминоациладенилата остаток аминокислоты переносится на тРНК, специфичную для каждой

аминокислоты, и в виде аминоацил -тРНК поступает в рибосомы. Эти реакции катализируются ферментом аминоацил-тРНК-синтетазой, строго специфичным для каждой аминокислоты и каждой тРНК. и-РНК- молекула, на которую переписывается по принципу комплементарности информация с определенного участка молекулы ДНК. Списанная информация поступает в виде иРНК в цитоплазму и является инструкцией для сборки пептидной цепи на рибосоме. Таким образом, молекула ДНК при участии различных видов РНК обеспечивает специфический синтез в клетке.

Реализация наследственной информации. Реализация у прокариот.

В связи с тем, что у прокариот геном организован в виде кольцевидной молекулы ДНК, расположенной непосредственно в цитоплазме клетки, различные этапы реализации наследственной информации практически не разобщены ни во времени, ни в пространстве. Транскрипция и сборка пептидной цепи - трансляция протекают практически одновременно. По мере освобождения начала молекулы иРНК от матрицы ДНК к ней присоединяются рибосомы и начинается синтез пептидных цепей.

Особенности реализации наследственной информации у эукариот.

Геном эукариот организован сложнее, чем у прокариот. Для него характерен хромосомный уровень организации. В хромосомах ДНК находится в окружении белков. В геноме эукариот имеется много избыточной ДНК. В конце 70-х годов было высказано предположение о наличии в генетическом материале эукариот неинформативных участков - интронов, которые вставлены между информативными - экзонами. Интронноэкзонная организация генов у эукариот определяет необходимость преобразования первичного транскрипта (преинформационной РНК - продукта транскрипции)

в зрелую иРНК. Она должна быть освобождена от неинформативных участков и защищена против разрушающего воздействия ферментов цитоплазмы.

Кроме того, у эукариот появляется ядерная мембрана, которая пространственно разобщает место хранения генетической информации (хромосомы в ядре) и место синтеза пептидной цепи (рибосомы). Иными словами, у эукариот процессы транскрипции и трансляции разобщены как пространство (ядерной оболочкой), так и во времени (процессами созревания иРНК).

Таким образом, в ходе реализации наследственной информации у эукариот выделяют следующие этапы:

1. Транскрипция;
2. Посттранскрипционные процессы (процессинг);
3. Трансляция;
4. Посттрансляционные процессы

1. Транскрипция - осуществляется с помощью РНК-полимераз. РНК-полимераза I синтезирует пре-рРНК. РНК-полимераза II синтезирует пре-иРНК. РНК-полимераза III - пре-тРНК. Раньше считали, что транскрипция происходит по 1 из 2-х расплетаемых нитей ДНК. Сейчас установлено, что транскрипция идет по обеим нитям в 2-х направлениях. Одна нить ДНК несет наследственную информацию (смысловая), другая, комплементарная ей - антисмысловая. В клетке антисмысловая иРНК играет роль в управлении дифференцировкой и иногда - в регуляции синтеза белка. Если образуется комплекс (дуплекс иРНК + антисмысловая иРНК), тогда невозможен перенос иРНК из ядра в цитоплазму, следовательно, нет трансляции на рибосомах.

В участке ДНК, соответствующем отдельному гену перед структурной частью, в которой зашифрована последовательность аминокислот в пептиде, обязательно располагается последовательность нуклеотидов, узнаваемая РНК-полимеразой. Такая последовательность называется промотором.

РНК-полимераза находит промотор, взаимодействует с ним и после этого, двигаясь вдоль молекулы ДНК, обеспечивает постепенную сборку молекулы иРНК в соответствии с принципом комплементарности и антипараллельности. В конце структурной части гена расположен участок с особой последовательностью нуклеотидов - терминатор. Он обязательно включает один из нонсенс-триплетов, не кодирующих аминокислоты. В результате транскрипции синтезируется молекула преинформационной РНК.

Посттранскрипционные процессы (процессинг)

Это превращения, происходящие с первичным транскриптом, направленные на образование зрелой, стабилизированной иРНК, способной выполнять функцию матрицы при трансляции и защищенной от разрушающего действия специфических ферментов цитоплазмы.

Основные стадии процессинга:

1. отщепление концевых участков первичного транскрипта (спейсеров);
2. формирование на 5' конце колпачка, состоящего из особой последовательности нуклеотидов;
3. формирование на 3' конце полиадениловой последовательности нуклеотидов АААА;
4. метилирование некоторых внутренних азотистых оснований в транскрипте, стабилизирующее молекулу РНК;
5. вырезание неинформативных участков, соответствующих интронам ДНК, и сшивание (сплайсинг) участков, соответствующих экзонам. Вырезание интронов происходит с участием сплайсмозом. Некодирующие последовательности - интроны превращаются в малую ядерную РНК (мяРНК). Выделено до 30 мяРНК, они участвуют в сплайсинге и ядерно-цитоплазматическом транспорте белков.

В результате процессинга у эукариот зрелая иРНК характеризуется следующими особенностями строения:

Кэп - особая последовательность нуклеотидов с метилированными основаниями, которая обеспечивает узнавание малых субъединиц рибосом;

Лидер - вводная последовательность нуклеотидов, комплементарная последовательности в молекуле рРНК малой субъединицы рибосом, которая обеспечивает прикрепление иРНК к малой субъединице.

Стартовый кодон - триплет нуклеотидов, кодирующий в большинстве случаев аминокислоту формилметионин (АУГ).

Кодирующая часть - последовательность кодонов, шифрующих определенную последовательность аминокислот в соответствующей пептидной цепи.

Поли А-хвост - концевая часть молекулы иРНК, включающая нонсенс-кодон и поли-А последовательность.

Трансляция - процесс сборки пептидной цепи, происходящей в цитоплазме на рибосомах на основании программы, содержащейся в иРНК. Основные фазы трансляции: 1) инициация; 2) элонгация; 3) терминация. Инициация трансляция предполагает следующие события:

- с помощью колпачка иРНК находит в цитоплазме малую субъединицу рибосомы;

- с помощью лидерной последовательности устанавливается связь с комплементарным участком определенной фракции рРНК и иРНК прикрепляется к малой субъединице;

- к стартовому кодону (АУГ) присоединяется тРНК, несущая формилметионин;

- малая субъединица ассоциируется с большой субъединицей в аминокатионном центре (АЦ), в которой располагается формилметионин.

Таким образом, фаза инициация завершается формированием комплекса иРНК и рибосомы с подстановкой начальной для всех пептидных цепей аминокислоты - формилметионин.

Фаза элонгации, т.е. наращивание пептидной цепи. Осуществляется путем постепенной подстановки аминокислоты в соответствии с очередным кодовым иРНК, который встает против аминоацильного центра. К этому кодону присоединяется соответствующая тРНК, имеющая комплементарный ему антикодон. Она несет определенную аминокислоту, которая располагается в аминоацильном центре (АЦ), тРНК, соединенная с предыдущим кодовым оказывается в пептидильном центре (ПЦ где располагает свою аминокислоту (цепочку АК). Между двумя аминокислотами, расположенными в пептидильном и аминоацильном центре, при участии имеющихся здесь ферментов возникает пептидная связь:

После установления пептидной связи предыдущая тРНК отделяется от своей аминокислоты и своего кодона и уходит в цитоплазму, а последняя тРНК, нагруженная цепочкой аминокислот, переходит в ПЦ, заставляя иРНК перемещаться вдоль рибосомы и устанавливая новый кодон против аминоацильного центра. После прохождения через рибосому всей кодирующей части иРНК на рибосоме собирается пептидная цепь с определенной последовательностью аминокислот. Фаза терминации наступает, когда в контакт с рибосомой приходит концевой участок иРНК, который включает нонсенс-кодон, не кодирующий никакой аминокислоты. На этом сборка пептидной цепи заканчивается. По мере освобождения 5'/конца иРНК колпачок может находить новые малые субъединицы рибосом и процесс трансляции может повторно осуществляться на новых рибосомах. Комплекс рибосом, находящихся в контакте с одной молекулой иРНК и синтезирующих одинаковые пептидные цепи, называется полирибосомой (полисомой).

Регуляция генной активности

Реализация наследственной информации в живых системах - это сложный процесс, требующий очень тонкой регуляции для того, чтобы обеспечить в определенных клетках в определенное время синтез определенных белков в необходимом количестве. Все клетки организма, возникая путем митоза, получают полноценный набор генетической информации, образуемый при оплодотворении родительских гамет. Несмотря на это, они отличаются по своим морфологическим, биохимическим и функциональным свойствам друг от друга. В основе этих различий лежит активное функционирование в разных клетках разных частей генома.

Большая часть генома в клетках организма находится в неактивном - репрессивном состоянии в только около 10% генов дерепрессированы, т. е. активно транскрибируются. Спектр транскрибируемых генов зависит от тканевой принадлежности клетки, от периода ее жизнедеятельности и периода индивидуального развития организма. Регуляция активности генов может осуществляться на всех этапах реализации генетической информации, но наиболее экономически выгодной является регуляция на стадии транскрипции.

Основная масса генов, активно функционирующих в большинстве клеток организма на протяжении онтогенеза, - это гены, которые обеспечивают синтез белков общего назначения (белки рибосом, хромосом, мембран и т. д.), тРНК и рРНК. Транскрибирование этих структурных генов обеспечивается соединением РНК-полимеразы с их промоторами и не подчиняется каким-либо другим регулирующим воздействиям. Такие гены называются конститутивными. Другая группа структурных генов, обеспечивающих синтез некоторых белков-ферментов, в своем функционировании зависит различных регулирующих факторов и называется регулируемыми генами. Их активное функционирование, скорость и продолжительность

транскрибирования могут регулироваться как генетическими факторами, так и факторами негенетической природы.

Генетическими факторами регуляции транскрипции являются гены-регуляторы и операторы. Гены-регуляторы определяют синтез белков-регуляторов, способных в активном состоянии соединяться с оператором, включающим или выключающим транскрипцию структурных генов. В зависимости от свойств белка-регулятора различают негативный и позитивный контроль транскрипции со стороны гена-регулятора. При негативном контроле белок-регулятор, соединяясь с оператором, прекращает (выключает) транскрипцию. Такой белок называется репрессором. При позитивном контроле белок-регулятор, соединяясь с оператором, включает транскрипцию. В таком случае продукт гена-регулятора называется апоиндуктором .

Таким образом, наряду со структурными генами в геноме имеются гены-регуляторы, которые, обеспечивая репрессию или депрессию структурных генов, регулируют процессы синтеза белка в клетке.

Наряду с генетическими факторами в регуляции экспрессии генов важная роль принадлежит факторам негенетической природы - эффекторам. К ним относятся вещества небелковой природы, расщепляемые или синтезируемые в клетке при участии различных ферментов.

В зависимости от того, как эффектор воздействует на активность генов, различают индукторы, включающие транскрипцию генов, и корепрессоры, выключающие ее. Действие эффектора заключается в его взаимодействии с белком-регулятором, при котором он либо активируется и может соединяться с оператором, либо инактивируется и теряет способность соединяться с оператором.

Таким образом, экспрессия генов является результатом регулирующего воздействия на процессы транскрипции как со стороны самого генома (гены-регуляторы и операторы), так и со стороны факторов негенетической природы.

Регуляция транскрипции у прокариот

Изучение регуляции экспрессии генов на стадии транскрипции у прокариот привело к созданию в 1961 г. модели оперона (Жакоб и Мано). Оперон -это тесно связанная последовательность структурных генов, определяющих синтез группы ферментов для какой-либо одной из биохимических реакций.

Особенностью прокариот является транскрибирование иРНК со всех структурных генов оперона. Такая полицистронная иРНК в дальнейшем разрезается на фрагменты, соответствующие матрицам для синтеза отдельных ферментов. Цепи структурных генов оперона всегда предшествует промотор, узнаваемый РНК-полимеразой. У конститутивных генов этого достаточно для осуществления транскрипции. У регулируемых генов между промотором и структурными генами располагается оператор - последовательность нуклеотидов, которая узнается белком-регулятором (репрессором), находящимся в активном состоянии. Белок-репрессор представляет собой аллостерический белок, способный изменять свои биологические свойства при соединении с различными специфическими молекулами и обладает двумя высокочувствительными группами; одной из них он распознает оператор, другой -специфично связывает индуктор. Одновременно быть связанным с двумя молекулами он не может. Индуктор представляет низкомолекулярное вещество, которое связывается с репрессором и переводит его в неактивную форму, неспособную более связываться с оператором. Так, в Lac-системе индуктором является лактоза, после ассоциации с которой репрессор отсоединяется от оператора.

При отсутствии в среде лактозы активный репрессор, взаимодействуя с оператором, репрессирует гены А, В, С - транскрипции нет. Появление в среде лактозы инактивирует репрессор, он не соединяется с оператором и осуществляется транскрипция генов А, В, С, отвечающих за синтез ферментов, которые расщепляют лактозу. Уменьшение содержания лактозы в результате ее ферментативного расщепления приводит к соединению

активного репрессора с оператором и выключению транскрипции генов А, В, С.

Регуляция экспрессии генов у эукариот

У эукариот не установлено оперенной организации генов. Гены, определяющие синтез ферментов одной цепи биохимических реакций, могут быть рассеяны в геноме и очевидно не имеют, как у прокариот, единой регулирующей системы. В связи с этим синтезируемые мРНК у эукариот моноцистронны, т.е. являются матрицами для отдельных пептидных цепей.

В настоящее время механизмы регуляции активности эукариотических генов интенсивно изучаются. Установлено, что регуляция транскрипции у эукариот является комбинационной, т. е. активность каждого гена регулируется большим спектром генов-регуляторов. У многих эукариотических генов, кодирующих белки и транскрибируемых РНК-полимеразой II, в ДНК имеется несколько областей, которые узнаются разными белками-регуляторами. Одной из них является область, расположенная вблизи промотора. Она включает около 100 пар нуклеотидов, в том числе ТАТА-блок, располагающийся на расстоянии 25 пар нуклеотидов от точки начала транскрипции. Установлено, что для

успешного присоединения РНК-полимеразы II к промотору необходимо предварительное соединение с ТАТА-блоком особого белка - фактора транскрипции - с образованием стабильного транскрипционного комплекса. Именно этот комплекс ДНК с белком узнается РНК-полимеразой II.

Другая область, играющая важную роль в регуляции активности эукариотических генов, располагается на большом расстоянии от промотора (до нескольких тысяч пар нуклеотидов) и называется ЭНХАНСЕРОМ (от англ. enhance - усиливать). И энхансер, и препромоторный элемент эукариотических генов - это короткие последовательности нуклеотидов, которые связываются с соответствующими регуляторными белками. В результате взаимодействия этих белков происходит включение или выключение генов.

Особенностью регуляции экспрессии эукариотических генов является также существование белков-регуляторов, которые способны контролировать транскрипцию многих генов, кодирующих, возможно, другие белки-регуляторы. В связи с этим некоторые (главные) белки-регуляторы обладают координирующим влиянием на активность многих генов и их действие характеризуется плеiotропным эффектом.

Ввиду того, что в геноме эукариот имеется много избыточных ДНК, а в каждой клетке организма транскрибируется всего 7-10% генов, логично предположение о том, что у них преобладает позитивный генетический контроль, при котором активация небольшой части генома оказывается более экономичной, нежели репрессия основной массы генов. Несомненной особенностью регуляции транскрипции у эукариот является подчиненность этих процессов регулирующим влияниям со стороны гормонов организма. Последние часто играют роль индукторов транскрипции. Примером участия гормонов в регуляции активности определенных генов может служить влияние тестостерона на развитие тканей организма по мужскому типу при наличии специфического белка-рецептора. Отсутствие последнего при мутации соответствующего гена не дает возможности гормону проникнуть в ядра клеток-мишеней и обеспечить включение определенного набора генов: развивается синдром тестикулярной феминизации или синдром Морриса: особь с кариотипом XY, но внешне более сходна с женщиной, не способна иметь потомство, т.к. ее половые железы (семенники) недоразвиты, их выводные протоки часто формируются по женскому типу, вторичные половые признаки также характерно для женского пола. Следующая особенность регуляции генной активности у эукариот связан: с образованием комплекса ДНК с белками - хроматином. Ведущая роль в компактизации ДНК принадлежит гистонам, поэтому они несомненно участвуют и в процессах регуляции генной активности. Непременным условием для осуществления транскрипции у эукариот является предварительная декомпактизация хроматина на соответствующем участке, где временно

утрачивается связь с Н1-гистонами и несколько ослабляется связь с нуклеосомными гистонами. Правда, нуклеосомная организация хроматина не утрачивается даже в ходе транскрипции, однако контакт ДНК и негистоновых белков становится возможным и происходит дерепрессия гена.

Для эффективной регуляции экспрессии генов у эукариот существуют механизмы, работающие не только на стадии транскрипции, но и на других этапах этого процесса. Связанная с экзон-интронной организацией генов необходимость процессинга, в том числе сплайсинга, делает возможным регуляцию этих процессов в ядре: используя один и тот же первичный транскрипт, можно обеспечить образование матриц для разных пептидов, вырезая из них разные последовательности или изменяя последовательности на 5' и 3' концах мРНК.

Транспорт зрелых мРНК из ядра в цитоплазму также регулируется: лишь небольшая часть РНК, транскрибируемая с генов, после сплайсинга покидает ядро. Значительное количество ее деградирует.

Существуют механизмы, обеспечивающие регуляцию процессов синтеза пептидных цепей. Они менее экономичны, но отличаются быстротой реагирования на изменения потребностей клетки в данной белке. Регуляция трансляции осуществляется на стадии инициации, когда блокируется присоединение к малой субъединице рибосомы тРНК, несущей формилметионин. В результате при наличии в цитоплазме иРНК трансляции на ней не происходит. Такая ситуация наблюдается, например, при отсутствии в цитоплазме гена, что ведет к выключению трансляции глобиновых цепей гемоглобина. Регуляция процесса реализации наследственной информации может осуществляться и на стадии посттрансляционных изменений, когда происходит задержка в формировании активных молекул белка при наличии пептидных цепей. Например, для формирования активной формы инсулина из проинсулина должны вырезаться две субъединицы. Торможение этих процессов уменьшает выход конечного активного продукта.

Практическое применение молекулярной генетики

Основные достижения молекулярной генетики, особо отразились в бурном развитии генной инженерии. Генетическая (генная) инженерия - область молекулярной биологии и генетики, ставящая своей задачей конструирование генетических структур по заранее намеченному плану, создание организмов с новой генетической программой. Основные методы генной инженерии были разработаны в 60-70-х годах нашего века. Они включают три основных этапа:

- получение генетического материала (искусственный синтез гена или выделение природных генов);
- включение этих генов в автономно реплицирующуюся генетическую структуру (векторную молекулу) и создание рекомбинантной молекулы ДНК;
- введение векторной молекулы (с включенным в нее геном) в клетку-реципиент, где она встраивается в хромосомный аппарат. Экспериментальный перенос генов в другой геном называется *трансгенозом*.

В настоящее время раскрыта тонкая структура гена. Известно, что ген содержит информацию на первичную структуру одного полипептида. Число кодонов в гене не может быть меньше числа аминокислот в белке. Средний размер гена 1000-1200 нуклеотидов. Существуют разные подходы выявления последовательности нуклеотидов в гене.

Принципиально возможно познание структуры гена путем изучения последовательности аминокислот в белке. Но это длинный путь, если учесть, что одна и та же аминокислота может кодироваться несколькими триплетами.

Другой подход более реальный: путем анализа последовательностей нуклеотидов в информационных РНК, которые какое-то время существуют в цитоплазме и могут быть выделены.

Гены для пересадки могут быть либо искусственно синтезированы, либо выделены из ДНК прокариот и хромосом эукариот. В настоящее время выделение высокомолекулярной ДНК проводят на ультрацентрифугах в градиенте плотности хлористого цезия. Известно два пути искусственного синтеза гена: химический и ферментативный. Для *химического синтеза* необходимо иметь полностью расшифрованную последовательность нуклеотидов. Впервые в 1970 году индийским ученым Корана Г. (США) был осуществлен искусственный синтез гена. Он синтезировал последовательность нуклеотидов в ДНК, специфическую для структуры гена транспортной аланиновой РНК в клетках пекарских дрожжей. Более двух лет затратили на этот синтез гена. Последовательность нуклеотидов в нити ДНК определялась по информационной РНК. Но этот ген был не способен работать *in vitro*. Причиной являлся синтез только структурной части гена, в нем не было регуляторных участков. Для транскрипции необходимо, чтобы фермент РНК-полимераза "узнавала" место промотора, где локализована точка инициации синтеза, и в этом месте "садилась" на матрицу. В 1976 г, в той же лаборатории был синтезирован ген тирозиновой тРНК бактерии кишечной палочки, состоящий не только из структурного участка (126 нуклеотидных пар), но и регуляторных частей - промотора и терминатора. Этот искусственно созданный по специальной программе ген был выведен в бактериальную клетку и функционировал как природный.

Другим примером химического синтеза гена является синтез гена, кодирующего фермент, расщепляющий лактозу. Синтезированный ген в пробирке был встроен в плазмиду и введен в бактерию; кишечная палочка приобрела способность усваивать лактозу. Однако, химическим путем можно синтезировать небольшие по размеру гены прокариот, синтез сложных генов эукариот, состоящих из тысячи и более нуклеотидов, путем химического синтеза пока создать не удастся.

Кроме того, химический синтез очень трудоемкий и в настоящее время практически не используется. Наиболее успешным оказался ферментативный синтез гена.

Центральная догма молекулярной генетики утверждает, что считка информации происходит в направлении: ДНК→РНК→белок. Но ряд авторов, начиная с 1948 года, выступали с соображениями, что РНК может быть предшественником ДНК. Подобное наблюдается у онкогенных РНК - содержащих вирусов. С РНК-вируса, попавшего в клетку, синтезируется провирус (ДНК - копия РНК) с помощью фермента обратная транскриптаза (ревертаза), а сам процесс называется обратной транскрипцией. Этот фермент был открыт в 1970 году Теминым, Мазутани, Балтимором. Клонирование (размножение) кДНК по известной иРНК было разработано Г.Бойером, С.Коэном и П.Бергом в 1973 году. На 1 этапе на основе иРНК по принципу комплементарности синтезируют односпиральную кДНК. На 2-3 этапах удаляют иРНК и достраивают вторую часть кДНК. Деполимеризацию исходной РНК-цепочки осуществляют путем щелочного гидролиза. Цепи ДНК устойчивы к обработке щелочью, а РНК полностью деполимеризуется. Двухцепочечную кДНК получают путем достраивания одноцепочечной кДНК под действием фермента ДНК-полимеразы. После такой обработки кДНК можно встраивать в вектор. Такая кДНК не имеет вставок - интронов, т. е. схема ее строения в этом смысле не отличается от бактериального гена. Ген, полученный путем ферментативного синтеза, может функционировать в бактериальной клетке, на нем синтезируется иРНК, а затем белок. Таким путем под руководством академика В. А.Энгельгардта был получен ген, определяющий синтез фермента галактозидазы, введенный в фаг. При размножении фага в клетке получили множество копий, что обеспечило синтез большого количества фермента. Это имеет не только теоретическое, но и практическое значение, так как галактозидаза применяется в пищевой промышленности.

Следовательно, если иметь в пробирке выделенные молекулы иРНК, принадлежащие данному гену, то он может быть синтезирован с помощью фермента. Матрицей служит иРНК, ее выделяют, добавляют нуклеотиды, затравку, ферменты. На основе этих данных в 1972-1973 гг. во многих лабораториях мира были синтезированы гены глобина человека, кролика, голубя, мыши, утки, гены митохондрии печени крыс и другие. Гены, синтезированные с помощью ревертазы, не имеют регулярной части и промотора. Отсутствие регуляторных участков препятствует функционированию этих искусственных генов в животных клетках. При переносе в микробную клетку к структурным генам присоединяют промотор, извлеченный из микробной клетки.

Ферментативный синтез гена имеет большие возможности: принципиально осуществимо проводить искусственный синтез любых индивидуальных генов путем транскрибирования их с соответствующих матричных РНК. Основным затруднением является синтез не структурных, а регуляторных генов, необходимых для их нормальной работы. Это в ряде случаев ограничивает использование искусственно синтезированных генов. Кроме этого, иРНК в клетках содержится в очень незначительном количестве и она обладает нестойкостью.

В настоящее время получают рекомбинативные (гибридные) молекулы ДНК путем гибридизации *in vitro* фрагментов ДНК вирусного, бактериального и в меньшей степени эукариотного происхождения.

Нахождение условий функционирования генов эукариот в бактерии позволяло бы решить проблему получения многих биологически активных веществ (гормонов). Одним из достижений является синтез гормона соматостатина, полученный в результате введения этого гена в кишечную палочку. Соматостатин регулирует поступление в кровь гормона роста, образуется он в гипоталамической области. Плазмиды, содержащие этот ген, были введены в бактерию и состыкованы с имеющимся в ее геноме

регуляторным геном бетагалактозидазы. Наличие регуляторного участка обеспечило процесс транскрипции и трансляции.

Однако создание искусственных генов, получение рекомбинантных молекул ДНК и введение их в клетки, в частности прокариот, может привести к появлению новых организмов с признаками, никогда ранее не имевшимися на Земле. Так, в США пересадили гены стафилококка кишечной палочки. В результате образовался гибридный штамм, обладающий свойствами обоих микроорганизмов. При манипуляции с геномом этой бактерии возникшие новые организмы могут приобрести патогенные свойства, быть устойчивыми к известным лекарственным препаратам и оказаться особо опасными для человека, поскольку в ходе предыдущей эволюции человеческий организм никогда не встречался с такими формами и может оказаться безоружным,

В связи с этим на Международной конференции в США в 1974 г. были выработаны определенные правила, обязательные при манипуляциях с генетическим материалом и предложен ряд мер, которые должны сделать практически невозможным случайный выход из лабораторий в природу патогенных рекомбинантных микроорганизмов.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ

Трансформацией называется перенос чистой ДНК из одних клеток в другие. Трансформация была открыта бактериологом Ф. Гриффитсом в 1928 г. в опытах с пневмококками.

У пневмококков известно два типа штаммов: S-и R-формы. S-форма характеризуется наличием полисахаридной капсулы, благодаря чему при искусственном культивировании она образует гладкие блестящие колонии; эта форма патогенна для мышей. R-форма не имеет капсулы, при искусственном культивировании она образует шероховатые колонии; эта форма непатогенна для мышей. Но если мышам одновременно ввести убитые S-клетки и живые R-клетки, то мыши погибают. Следовательно, генетические свойства одного

штамма влияют на генетические свойства другого штамма. В природных условиях внеклеточная чистая ДНК образуется при гибели (лизисе) прокариот.

Способность клетки к трансформации возможна при особом ее состоянии, которое называется компетентностью. У компетентных клеток изменяется состав клеточной стенки и плазмалеммы: стенка становится пористой, плазмалемма образует многочисленные впячивания, а на внешней поверхности появляются особые антигены – факторы компетентности. Как правило, трансформация происходит в пределах одного вида прокариот, но при наличии гомологичных генов наблюдается и межвидовая трансформация.

В лаборатории трансформацию используют для введения в клетки бактерий рекомбинантной плазмидной ДНК, в данном случае плазида реплицируется независимо от хромосомной ДНК и обеспечивает экспрессию целевых генов. Также можно вводить генетические конструкции, которые при рекомбинации с хромосомой способны встраиваться в нее и реплицироваться синхронно с ней (интегративные плазмиды), в таком случае на клетку приходится только одна копия гена. Также путем трансформации проводят нокаутирование генов – когда целевой ген заменяют на селективный маркерный ген, например, ген устойчивости к антибиотику.

Огромное количество биологических исследований начинается с того, что в клетку вносится чужеродный генетический материал. Это действие называется генетической трансформацией. С его помощью можно получить генетически модифицированные организмы, включить и выключить отдельные гены, определить влияние какого-нибудь белка на какой-нибудь сложный процесс и так далее.

Примеры трансформированных животных

1. Получение трансгенных рыб: лосось, форель, голец. Получение осуществляется методом микроинъекцией: ДНК вводится в икринки, когда они содержат одноклеточный зародыш (выживаемость эмбрионов 35-85%).

2. Перенос генов гормонов роста (двукратное увеличение «золотых рыбок»), введение генов устойчивости рыбам к определенным вирусным заболеваниям при искусственном разведении.

3. Первая трансгенная мышь получена в 1988 году путем микроинъекций пронуклеус зиготы. В последние годы широко ведутся работы по генетической инженерии у лягушек, крыс, мышей, кроликов, свиней (введены гены, ответственные за свертываемость крови, гены гормона роста, инсулина и др.).

Приведенные факты свидетельствуют о том, что в природе существуют механизмы переноса, стабильного наследования и экспрессии генов прокариот в клетках эукариотических организмов. На примере Ti-плазмид агробактерий можно наблюдать первый, но не единственный случай взаимодействия про- и эукариотической ДНК *in vivo*

Мутагенез

Одно из основных свойств кариотипа, ДНК и ее участков (генов) — сохранять постоянство внешнего и внутреннего строения. Морфофункциональная устойчивость генетического материала обеспечивает передачу всей совокупности наследственных признаков каждой особи последующим поколениям и является основой для сохранения видовых признаков на протяжении многих сотен лет. Однако такая стабильность относительна. В силу действия внутренних и внешних факторов в генетическом материале возникают изменения — мутации, определяющие мутационную изменчивость.

Мутациями называют скачкообразные стойкие изменения в структуре ДНК и кариотипе. Этот термин впервые предложил ботаник Гуго де Фриз для обозначения внезапно возникающих наследуемых изменений у растений.

Мутации у животных происходят постоянно с определенной частотой и скоростью. Процесс их образования получил название *мутагенеза*. Факторы,

вызывающие мутации, называются мутагенами. Мутагены первоначально воздействуют на генетический материал особи, вследствие чего может измениться фенотип.

Мутации, возникающие в естественных условиях, называют *спонтанными*, искусственно вызванные — *индуцированными*. Те и другие могут возникать как в генеративных, так и в соматических клетках. Мутации, возникающие в половых клетках (*генеративные мутации*), передаются в последующие поколения. *Соматические мутации* не наследуются. Они влияют только на признаки самого мутантного животного.

ПРИЧИНЫ И ФАКТОРЫ СПОНТАННОГО МУТАГЕНЕЗА

В обычных или естественных условиях среды возникновение мутаций носит как бы случайный характер. Действительно, и у самых опытных машинисток иногда обнаруживают ошибки при перепечатывании текстов, которые могут быть растиражированы в миллионах экземпляров газет или книг. Подобно этому не исключается «опечатка» при самокопировании или репликации ДНК в одной клетке, которая может стать достоянием целого клона дочерних клеток или, если мутантная клетка половая, унаследована всеми клетками потомка.

Спонтанный мутационный процесс зависит как от внутренних, так и от внешних (абиотических и биотических) факторов. Среди абиотических факторов наибольшее значение имеют естественный фон радиации и различные химические соединения, попавшие в биосферу.

Замечено, что мутации чаще встречаются у растений и животных в районах с повышенной естественной и искусственной (техногенной) радиоактивностью.

Частота возникновения спонтанных мутаций зависит от генотипа, возраста, физиологического состояния организма и т. д. У старых самок ожидаются более частые случаи нерасхождения хромосом при созревании яйцеклеток. При длительном хранении гамет с большей частотой могут происходить изменения в ДНК. Это вероятно при нарушении сроков осеменения животных.

В процессе цитогенетического анализа можно выделить животных, не имеющих в кариотипе каких-либо изменений, и особей, у которых находят разрывы и пробелы хромосом, полиплоидные клетки, другие структурные и числовые аберрации. По специальным методикам у одних индивидуумов обнаруживают нарушения формирования синаптонемного комплекса в мейозе, повышенную частоту сестринских хроматидных обменов и высокий процент клеток с микроядрами. *Повышенная частота числовых и структурных аномалий хромосом, наблюдаемая у отдельных особей, определяется термином «хромосомная нестабильность».*

Гены-мутаторы. Исследования, проведенные на мухе-дрозофиле и других объектах, указывают на различия по частоте мутаций в разных хромосомах. По данным Н. П. Дубинина, частота возникновения летальных мутаций в X-хромосомах дрозофилы составляет в среднем 0,15 % за поколение; в Y-хромосоме — 0,5 %. Мутация гена, обуславливающая желтый цвет мухи, возникает с частотой 0,29 на 10 тыс. гамет, а мутации вырезки на крыльях — 1,5. Таким образом, способность к мутациям у отдельных генов различна.

На дрозофиле, бактерии кишечной палочки и других организмах показано наличие генов, ускоряющих спонтанную частоту мутаций в других генах. Эти гены получили название генов-мутаторов. Впервые существование гена-мутатора широкого действия обнаружил у мухи-дрозофилы Г. Г. Тиняков в 1939 г. Полагают, что гены-мутаторы воздействуют на определенные этапы репликации ДНК, например на нарушение нормального синтеза азотистых оснований, изменение свойств ДНК-полимеразы.

Индукцированный мутагенез

Раньше считали, что мутации возникают только под действием внутренних факторов (внутренней среды организма), имеющих место при синтезе ДНК, репродукции хромосом, делении клеток. Ошибки, или «опечатки», в строении генетического материала, казалось бы, не зависели от условий внешней среды. Действительно, первые попытки вызвать мутацию искусственно были

безуспешными. Однако уже в 1925 г. Г. А. Надсон и Г. С. Филиппов наблюдали широкий спектр мутаций у грибов, вызванных воздействием лучами радия.

Широкий интерес у биологов вызвали сообщения Г. Меллера (1927), обнаружившего мутационное действие рентгеновских лучей у дрозофилы. В дальнейшем у нее при облучении стали получать самые разнообразные мутации, что способствовало изучению строения генетического материала, взаимодействия мутантных генов и др. В начале 30-х годов В. В. Сахаров, М. Е. Лобашов открыли мутагенное действие отдельных химических веществ Л. А. Рапопорт в России и Ш. Ауэрбах в Англии обнаружили химические соединения с сильным мутагенным действием. В ряде работ, начало которых, очевидно, положено С. М. Гершензоном, открывшим мутагенный эффект при включении экзогенной ДНК в геном дрозофилы, показана возможность индуцирования генных и хромосомных мутаций у животных биологическими агентами, среди которых вирусы, бактерии и другие объекты.

Открытие явления индуцированного мутагенеза привело к обнаружению целого ряда факторов, веществ и агентов, способных изменять наследственный материал клеток. В соответствии с природой их подразделяют на три класса мутагенов: физические, химические и биологические.

Физические мутагены

Основными мутагенами этого класса являются ионизирующие излучения, ультрафиолетовые лучи, повышенная температура, влажность и др. К группе ионизирующих излучений относят рентгеновские лучи, γ -лучи и β -частицы, протоны, нейтроны и другие факторы.

Основные механизмы их действия:

- 1) нарушение структуры генов и хромосом;
- 2) образование свободных радикалов, которые вступают в химическое взаимодействие с ДНК;
- 3) разрывы нитей ахроматинового веретена деления;
- 4) образование димеров.

Одним из основных мутагенных факторов антропогенного воздействия является ионизирующее излучение. Для человека дозой, удваивающей частоту естественных структурных мутаций, является доза в 10 Бэр. Этот показатель был принят за максимально возможную дозу радиации комитетом ООН по радиации. Для зародышевых тканей подобный показатель колеблется в пределах от 10 до 150 Бэр. По данным Национальной академии США, минимальной дозой является доза в 20 Бэр, что составляет 170 МБэр в год (27000 новорожденных с различными наследственными дефектами).

Ионизирующие излучения, проникая в клетки, на своем пути вырывают электроны из молекул, что приводит к образованию положительно заряженных ионов. Освободившиеся электроны присоединяются к другим молекулам, которые становятся отрицательно заряженными. В результате облучения клеток образуются свободные радикалы водорода (H) и гидроксида (OH), которые тотчас дают новые соединения, в том числе активный пероксид водорода (H₂O₂). Такие превращения в молекулах ДНК и кариотипе в итоге приводят к изменению функций генетического аппарата клеток, абберациям хромосом и возникновению точковых мутаций. Экспериментально установлено, что частота мутаций, индуцированных ионизирующими излучениями, прямо пропорциональна дозе радиации. Под действием ионизирующих излучений чаще всего возникают структурные перестройки хромосом и реже — генные мутации. Так, при облучении морских свинок и домашних свиней И. Л. Гольдман и С. Фотиева обнаружили различный спектр аббераций хромосом.

Транслокации и инверсии наблюдали в соматических клетках поросят, полученных при осеменении свиноматок облученной спермой. Опыты показывают, что при облучении половых клеток часть их оказывается совсем нежизнеспособной или с умеренными нарушениями. Из последних образуются зиготы, которые обычно скоро отмирают вследствие сильных изменений в генотипе («доминантные летали»).

В опыте Фриса и Странцингера у свиноматок, осемененных облученной спермой при дозе 600 Р, было в среднем 7,7 поросенка, а при дозе 800 Р — 5,4 против 9,7, полученных при осеменении нормальной спермой.

Ионизирующие облучения могут нарушить процессы деления в соматических клетках, вследствие чего возникают нарушения и злокачественные образования. Сильное облучение может вызвать смерть.

Химические мутагены

Это вещества химической природы, способные индуцировать мутации. К химическим мутагенам относятся:

- а) природные органические и неорганические вещества (нитриты, нитраты, алкалоиды, гормоны, ферменты и др.);
- б) продукты промышленной переработки природных соединений — угля, нефти, древесины, соединения тяжелых металлов, пищевые отходы и т.д.
- в) синтетические вещества, ранее не встречавшиеся в природе (пестициды, инсектициды, пищевые консерванты и добавки, лекарственные вещества, промышленные отходы и синтетические соединения);
- г) некоторые метаболиты организма человека.

Химические мутагены обладают большой проникающей способностью, вызывают преимущественно генные мутации и действуют в период репликации ДНК.

Механизмы их действия:

- 1) дезаминирование;
- 2) алкилирование;
- 3) замены азотистых оснований их аналогами;
- 4) ингибция синтеза предшественников нуклеиновых кислот.

Выраженными мутагенными свойствами обладают отдельные химические вещества, используемые в промышленности и сельском хозяйстве, к наиболее сильным из них относят алкилирующие соединения (диметил- и диэтилсульфат, иприт и его производные, нитрозоэтил- и

нитрозоэтилмочевину, этилметансульфонат, фотрин, фосфемид). Мутагенный эффект алкилирующих соединений связан с введением в ДНК метиловых, этиловых, пропиловых и других радикалов, в результате чего происходят реакции метилирования, этилирования. Сильно выраженным мутагенным эффектом обладают аналоги азотистых оснований и нуклеиновых кислот (5-бромурацил, 5-бромдезоксипуридин, 5-фтордезоксипуридин, 8-азогуанин, аминопуридин, кофеин и др.), акридиновые красители (акридин желтый и оранжевый, 5-аноакридин, профлавин и др.), а также азотистая кислота, гидроксилламин, формальдегид, пероксиды, уретан и т. д.

Мутагенным действием обладают пестициды, гербициды, используемые в агрономии для борьбы с вредными насекомыми и сорными растениями. Мутации могут быть индуцированы и минеральными удобрениями, прежде всего нитратами, которые превращаются сначала в нитриты, а затем в активные нитрозоамины.

Химические мутагены индуцируют как генные, так и хромосомные мутации. Особенности этих мутагенов — аккумуляция и передача при делении клеток в последующей генерации, более высокая частота индуцирования генных мутаций, чем аберраций хромосом. Химические мутагены дают широкий спектр видимых хромосомных аберраций. Например, в экспериментах С. Ш. Исамухамедова по изучению действия фотрина, фосфемиды и проспидина на кариотип свиней обнаружены хроматидные и изохроматидные делеции, а также хроматидные обмены и гэпы (бреши). *Гэл* — хромосомная аберрация, заключающаяся в частичном разрушении хроматиды и образовании ахроматического пробела, а также в отсутствии одного или нескольких нуклеотидов в одной из цепей ДНК.

Биологические мутагены.

К биологическим мутагенам относятся:

- а) вирусы (краснухи, кори, гриппа);

б) невирусные паразитарные агенты (микоплазмы, бактерии, риккетсии, простейшие, гельминты).

Механизмы их действия:

1) вирусы встраивают свою ДНК в ДНК клеток хозяина;

2) продукты жизнедеятельности паразитов — возбудителей болезней — действуют как химические мутагены.

Простейшие живые организмы, вызывающие мутации у животных, составляют класс биологических мутагенов. К ним относятся вирусы, бактерии, а также гельминты, актиномицеты, растительные экстракты и др. Мутагенное действие вирусов открыто генетиком Н. И. Шапиро. Мутагенными свойствами обладают живые вакцины. Мутагенное действие этих организмов связано с проникновением в клетки чужеродной ДНК. Биологические мутагены вызывают широкий спектр мутаций в клетках животных. Например, при изучении кариотипа клеток телят, ягнят и поросят, зараженных вирусом свинной лихорадки, были обнаружены различные типы aberrаций — делеции, хромосомные разрывы, фрагментация, пульверизация, полиплоидия и эндоредупликация хромосом. Установлено, что уровень aberrаций хромосом зависел от дозы и продолжительности действия вируса.

Исследования показывают, что многие лекарственные препараты, используемые в медицине и ветеринарии (сульфаниламиды, производные тиазинового ряда, нитрофураны и др.), обладают мутагенными свойствами. Такой же эффект возможен вследствие использования антибиотиков, а также некоторых кормовых добавок и консервантов, особенно при их передозировке.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

В результате использования производственных процессов в промышленном и сельском хозяйстве в окружающей среде — воздухе, почве, воде — накапливаются огромные количества веществ, часть из которых обладает мутагенной и тератогенной активностью. Среди них особое значение имеют химические мутагены — ДДТ, гексахлорбензол и другие пестициды из класса

хлорированных углеводов, которые способны накапливаться в живых организмах. В районах интенсивного сельского хозяйства источником мутагенов являются нитраты.

Перевод животноводства на промышленные технологии в нашей стране сопровождался концентрацией поголовья животных на ограниченных территориях ферм и комплексов, что вызывает повышение концентрации микрофлоры, в том числе возбудителей различных болезней.

Вирусы, непосредственно внедряясь своим генетическим аппаратом в геном клеток животных или через свои биологические субстраты, обладающие антигенными свойствами, могут стать сильным фактором индуцированного мутагенеза. Для профилактики и лечения бактериальных и вирусных инфекций, инвазий используют инактивированные, а также животные вакцины, сыворотки, широкий арсенал синтезированных фармакологических средств, что, безусловно, даёт положительный эффект. Однако следует оценивать и побочные результаты ветеринарной терапии, что может проявляться в повышении частоты нарушений хромосом и ДНК в половых и соматических клетках самих животных, изменениях программы развития их эмбрионов. Вместо повышения жизнеспособности из-за такого рода мутаций будут происходить ослабление резистентности, снижение продуктивности животных и т. д.

Особенно серьезную опасность представляют химические загрязнения среды разведения животных. Если всего три десятилетия назад основным удобрением полей был перегнивший навоз, то сейчас в основном используют химические удобрения. Это приводит к концентрации в кормах нитритов и нитратов, вредное действие которых на организм известно. Второй фактор — борьба с вредителями полей, садов и огородов. Она основана также на применении химических соединений — пестицидов, гербицидов, инсектицидов, которые обладают очень сильными мутагенными свойствами. Их применение приводит к тому, что увеличивается до 40% и более частота встречаемости (у растений, возделываемых на обрабатываемых почвах) аберрантных клеток.

Отмечается, что большинство пестицидов устойчивы к химическому и биологическому разложению и имеют высокий уровень токсичности. Перечень вредных химических веществ, с которыми контактируют животные, огромен.

В этой связи важное значение имеет экологический мониторинг среды разведения животных, предусматривающий определение характера и уровня химических веществ в почве, воде, кормах и теле животных. Необходимо создание экологических карт хозяйств и регионов, на которые наносится соответствующая информация.

Авария на Чернобыльской АЭС привела к радиоактивному загрязнению огромных территорий РФ, Украины и Белоруссии. Возникла глобальная проблема оценки генетических последствий этой катастрофы на различные биологические объекты, в том числе сельскохозяйственных животных.

В развитии повреждений генома от облучения ионизирующим излучением существенное значение имеют остаточные повреждения ДНК.

При первичном облучении небольшими дозами повреждения ДНК обычно незначительные и легко репарируются. При повторном (а тем более хроническом) облучении могут возникнуть нерепарируемые изменения в структуре ДНК. Некоторые исследователи говорят о стимулирующем воздействии на организм малых доз радиации.

При облучении увеличивается количество анеуплоидных клеток и хромосомных aberrаций (разрывы, фрагментация). Также очень часто (примерно в 70% случаев) встречаются генные мутации, которые не определяются цитогенетическими методами.

Радионуклиды сами по себе являются мощным фактором индукции мутаций, прежде всего повреждая целостность хромосом и вызывая aberrации. Но оказалось, что они при взаимодействии с химическими мутагенами способны усугублять ситуацию.

Молекулярно-генетические методы идентификации мутаций

Разработка молекулярных методов детекции мутаций основана на следующих основных принципах:

Комплементарность нуклеотидных оснований: аденин всегда гибридизуется с гуанином, а тимин с цитозином.

При нагревании происходит разъединение цепей ДНК (денатурация), т.е. нормальная двухцепочечная спираль ДНК расщепляется на две одноцепочечные.

При охлаждении (ренатурации) происходит восстановление двухцепочечной структуры в соответствии с правилом комплементарности нуклеотидов;

Расщепление молекулы ДНК может быть достигнуто с помощью специальных бактериальных ферментов – эндонуклеаз, рестрицирующих молекулу ДНК в местах со строго определенной для каждой эндонуклеазы последовательностью нуклеотидов.

Фрагменты ДНК в акриламидном или агарозном гелях легко разделяются под действием электрического тока; положение фрагментов ДНК при электрофорезе определяется размерами ДНК фрагментов.

Тесты по дисциплине «Молекулярная генетика».

1. Дискретной единицей наследственности является:

- : ядро клетки;
- +: ген;
- : митохондриальная ДНК;
- : геном.

2. Основные отличия РНК от ДНК:

- : содержит сахар рибозу, как правило, однонитевая, вместо урацила – тимин;
- : содержит сахар дезоксирибозу, как правило, двунитевая, вместо урацила – цитозин;
- +: содержит сахар рибозу, как правило, однонитевая, вместо тимина - урацил;
- : содержит сахар дезоксирибозу, как правило, двунитевая, вместо урацила – цитозин.

3. Наследственные структуры наряду с ядром клетки находятся также в:

- +: пластидах и митохондриях;
- : лизосомах;
- : эндоплазматической сети;
- : клеточном центре.

4. Какое из перечисленных ниже утверждений является верным:

- : $A = G, C = T$;
- +: $A/G = C/G$;
- : $A - C = G - T$;
- : $A \times T = G \times C$.

5. Стабильность двойной спирали ДНК обеспечивается:

- : ионной связью,
- +: водородной связью,
- : ковалентной связью,
- : полярной связью.

6. Первый химический синтез гена в 1968 году осуществил:

- : Ледеберг;
- : Серебровский;
- +: Хорана;
- : Четвериков.

7. Модель структуры ДНК была предложена:

- : Ф.Жакобом и Ж.Моно;
- : Г. Менделем;

- + : Дж. Уотсоном и Ф. Криком;
- : Т. Морганом.

8. Основная догма молекулярной биологии гласит:

- : ДНК → белок → РНК;
- : РНК → ДНК → белок;
- + : ДНК → РНК → белок;
- : белок → РНК → ДНК.

9. Из перечисленных ниже утверждений является верным следующее:

- + : Каждая пара нуклеотидов содержит две фосфатные группы, две дезоксирибозы и два азотистых основания;
- : Каждая из нитей двойной спирали ДНК идентична друг другу;
- : Каждая из нитей двойной спирали ДНК содержит по одному остатку фосфорной кислоты;
- : Каждая молекула дезоксирибозы включает в себя три атома углерода.

10. Положение «один ген – один фермент» было сформулировано в 1941 году:

- : Ф.Жакобом и Ж.Моно;
- + : Дж. Бидлом и Э. Тейтумом;
- : Дж. Уотсоном и Ф. Криком;
- : Г. Менделем.

11. Геном ВТМ (вируса табачной мозаики) содержит 20% цитозина. Каково будет процентное содержание урацила?

- : 30%;
- : 20%;
- : Определить невозможно;
- + : 80%.

12. Среди молекул РНК наименьшие размеры имеет:

- + : тРНК;
- : мРНК;
- : рРНК;
- : все размеры РНК одинаковы.

13. Генетический код был расшифрован в 1966 году:

- : Дж. Уотсоном и Ф. Криком;
- + : М. Ниренбергом, С. Очоа и Х.Хорана
- : Ф.Жакобом и Ж.Моно;
- : Г. Менделем.

14. Комплементарная пара, соединенная двумя водородными связями, это:

- + : АТ;

- : AG;
- : GC;
- : TC.

15. Комплементарная пара, соединенная тремя водородными связями, это:

- : AT;
- : AG;
- + : GC;
- : TC.

16. Процесс разделения цепей ДНК называется:

- : ренатурация;
- : деконденсация;
- + : денатурация;
- : релаксация.

17. В состав хромосом эукариот входят:

- : РНК и белки гистоны;
- : ДНК и аминокислоты;
- + : ДНК и белки гистоны
- : аминокислоты и белки гистоны.

18. Денатурация нитей ДНК происходит при:

- : понижении температуры;
- : уменьшении рН раствора;
- + : повышении температуры;
- + : увеличении рН раствора.

19. Лок, образованный 8 молекулами гистонов называется:

- : рибосома;
- : центросома;
- + : нуклеосома;
- : лизосома.

20. Какие из перечисленных белков относят к гистонам:

- : H9
- + : H2A;
- : HN.
- + : H4;

21. Ренатурация нитей ДНК происходит при:

- + : понижении температуры;
- + : уменьшении рН раствора;
- : повышении температуры;
- : увеличении рН раствора.

22. Процесс, сущность которого составляет синтез мРНК на матрице ДНК, получил название:

- : трансляция;
- +: транскрипция;
- : рекомбинация;
- : репликация.

23. Три рядом находящихся основания, обеспечивающих включение одного аминокислотного остатка в полипептидную цепь, либо сигнал начала или завершения транскрипции, называется:

- : оперон;
- +: кодон;
- : тРНК
- : гистон.

24. Система из одного или нескольких структурных генов и их оператора составляет:

- : генотип;
- : геном;
- +: оперон;
- : фенотип.

25. Органеллы, на которых осуществляется синтез полипептидной цепи называются:

- : митохондриями;
- : пластидами;
- +: рибосомами;
- : центросомами.

26. Обмен гомологичными участками хромосом называется:

- : репарацией;
- : транскрипцией;
- +: кроссинговер;
- : редупликацией.

27. Впервые выделил ДНК:

- : Т.Морган;
- : Г.Мендель;
- +: Ф. Мишер;
- : А.Серебровский.

28. Процесс синтеза полипептидных цепей при посредстве мРНК называется:

29. трансляция;

- : транскрипция;
- : репарация;
- : репликация.

30. Пиримидиновые основания - это:

- : аденин;
- + : тимин;
- + : цитозин;
- : гуанин.

31. Антикодон, занимает определенное фиксированное положение в молекуле:

- : мРНК;
- : рРНК;
- : иРНК;
- + : тРНК.

32. Один виток спирали ДНК включает ... мономерных звеньев:

- + : 10;
- : 20;
- : 4;
- : 16.

33. Кариотип – это:

- + : совокупность набора хромосом;
- : гаплоидное число хромосом;
- : наибольшее число хромосом;
- : внутренняя среда.

34. Органоид, состоящий на 50% рРНК + 50% кислого белка, это:

- : микротельца;
- + : рибосомы;
- : А.Гольджи;
- : сферосомы.

35. Митохондрии и пластиды относятся к полуавтономным клеточным структурам, так как:

- + : у них имеется собственный генетический материал;
- : они способны к самостоятельному делению;
- : их обмен веществ не связан с клеточным;
- : они имеют одинарную мембрану.

36. Пуриновые основания - это:

- + : аденин;
- : тимин;

- : цитозин;
- +: гуанин.

37. Способ репликации ДНК, предложенный Дж. Уотсоном и Ф. Криком называется:

- : консервативный механизм репликации;
- : дисперсный механизм репликации;
- : полудисперсный механизм репликации;
- +: полуконсервативный механизм репликации.

38. Фрагментами Оказаки называются:

- +: последовательности нуклеотидов, синтезируемые на отстающей цепи;
- : последовательности нуклеотидов, синтезируемые на лидирующей цепи;
- : участки ДНК расположенные возле одной из теломер;
- : центромерные участки ДНК.

39. Фермент, ответственный за синтез ДНК, как при репликации, так и при репарации, это:

- +: ДНК – полимераза;
- : эндонуклеаза;
- : рестриктаза;
- : ДНК – лигаза.

40. Процесс удвоения ДНК называется:

- +: репликацией;
- : транскрипцией;
- : репарацией;
- : трансляцией.

41. Кодированная часть гена называется:

- : интрон;
- : спейсер;
- : репликон;
- +: экзон.

42. Удлинение цепи ДНК происходит в направлении:

- : 3'→5'
- : 3'→4'
- +: 5'→3'
- : РНК → 5'

43. Фермент, катализирующий образование фосфодиэфирной связи между 3' и 5' – концами фрагментов ДНК (сшивающий фрагменты) называется:

- : РНК – полимераза;
- +: ДНК – лигаза;

- : ДНК – полимераза;
- : эндонуклеаза.

44. Фермент не участвующий в репликации ДНК, это:

- : ДНК - лигаза;
- : топоизомераза;
- +: фотолиаза;
- : РНК - полимераза.

45. Процесс при котором информация, закодированная в последовательности оснований молекулы родительской ДНК, передается с максимальной точностью дочерней ДНК называется:

- : транскрипция;
- : репарация;
- +: репликация;
- : рекомбинация.

46. Существует следующее число разновидностей аминокислот:

- : 10;
- +: 20;
- : 40;
- : 16.

47. Полуконсервативный характер репликации ДНК означает:

- : в каждой вновь образуемой молекуле ДНК обе нити синтезируются заново;
- : материал исходной молекулы ДНК случайно распределяется в обеих дочерних молекулах
- : новые молекулы ДНК не содержат материала родительской молекулы;
- +: новая молекула ДНК представлена одной родительской и одной вновь синтезированной цепями.

48. Впервые выделил из клеток *E. Coli* фермент ДНК – полимеразу в 1956 году:

- +: А. Корнберг;
- : Т. Морган;
- : Ф. Крик;
- : Г. де Фриз.

49. Скорость движения репликативной вилки в эукариотических клетках составляет:

- +: 10-100 п.н. в секунду;
- : 500-1000 п.н. в секунду;
- : 1500 п.н. в секунду;
- : 5000 п.н. в секунду.

50. Теломера – это:

- + : концы плеч хромосом;
- : область центромеры;
- : длинное плечо;
- : короткое плечо.

51. Транскрипцией называется:

- + : считывание информации с ДНК на мРНК;
- : присоединение аминокислоты к тРНК;
- : синтез рРНК;
- : синтез белка.

52. Перечислите этапы репликации:

- + : элонгация;
- : индукция;
- + : терминация;
- + : инициация.

53. Прерывистая репликация происходит на цепи, которая получила название:

- : ведущей;
- + : отстающей;
- : лидирующей;
- : убывающей.

54. Сбрасывание супервитков и релаксацию молекулы ДНК производят ферменты:

- + : топоизомеразы;
- : рестриктазы;
- : лигазы;
- : эндонуклеазы.

55. Единица репликации, в пределах которой она начинается и заканчивается называется:

- : интрон;
- : экзон;
- : геном
- + : репликон.

56. Раскручивание нитей ДНК осуществляется с помощью фермента:

- : эндонуклеазы;
- + : геликазы.
- : топоизомеразы;
- : лигазы;

57. Репликация ДНК обеспечивает:

- : перенос генетической информации от ДНК к мРНК.
- +: перенос информации с родительской ДНК на дочернюю ДНК;
- : перевод информации с языка последовательности оснований мРНК на язык аминокислотной последовательности белка;
- : перевод информации с языка аминокислотной последовательности белка на язык последовательности оснований мРНК.

58. Хроматин представляет собой комплекс:

- : ДНК + РНК;
- +: ДНК + белок;
- : ДНК + АТФ;
- : РНК + белок.

59. Какой фермент, участвующий в процессе репликации, подразделяется на Pol I, Pol II, Pol III:

- : ДНК – лигаза;
- : топоизомераза;
- : рестриктаза;
- +: ДНК – полимеразы I.

60. Основные черты, присущие структуре молекулы ДНК, это:

- : одна полинуклеотидная цепь;
- +: фосфатные группировки находятся снаружи спирали, а азотистые основания внутри;
- : цепи удерживаются вместе благодаря ионным связям между основаниями;
- +: цепи закручены одна вокруг другой и вокруг общей оси.

61. Антипараллельность цепей ДНК означает, что:

- : последовательность атомов одной цепи повторяет таковую в другой цепи;
- +: последовательность атомов одной цепи противоположна таковой в другой цепи;
- : противоположные цепи ДНК закручены спирально;
- : цепи образуют правозакрученные спирали.

62. Нить ДНК, синтезируемая в виде фрагментов Оказаки, получила название:

- : ведущей;
- +: отстающей;
- : лидирующей;
- : убывающей.

63. Репликативная вилка у *E. Coli* продвигается со скоростью:

- : 100 п.н. в секунду;
- : 500 п.н. в секунду;

- + : 1500 п.н. в секунду;
- : 5000 п.н. в секунду.

64. Праймером называется:

- : участок молекулы рРНК;
- + : короткий фрагмент ДНК, к которому присоединяются нуклеотиды;
- : синтезируемая дочерняя цепь ДНК;
- : фрагмент ДНК, синтезируемый на отстающей цепи.

65. Процесс репликации начинается с разрыва в одной из двух цепей под действием фермента:

- + : эндонуклеазы;
- : топоизомеразы;
- : лигазы;
- : геликазы.

66. Из перечисленных ниже утверждений верным является:

- : $(A + T)/(G + C) = 1$
- : $(A + C)/(G + T) = 1$
- + : $(A + G)/(T + C) = 1$
- : $(G + C)/(A + T) = 1$

67. Наиболее высокое содержание в клетке в процентном соотношении имеет:

- : тРНК;
- + : рРНК;
- : мРНК;
- : яРНК.

68. Производными пиримидина являются:

- : цитозин, аденин, урацил;
- + : цитозин, тимин, урацил;
- : урацил, гуанин, цитозин.

69. Хромосомы состоят из молекул:

- : ДНК и липидов;
- + : ДНК и белков;
- : белков и углеводов;
- : ДНК и АТФ.

70. Фермент ДНК – лигаза обладает способностью:

- : удлинять цепи ДНК в направлении $5' \rightarrow 3'$
- + : ковалентно соединять фрагменты Оказаки;
- : синтезировать затравочный праймер;
- : удлинять цепи ДНК в направлении $3' \rightarrow 5'$

71. Способностью удалять ошибочно включенные в ДНК основания обладает

фермент:

- : ДНК – лигаза;
- +: ДНК – полимеразы I.
- : топоизомераза;
- : рестриктаза;

72. Восстановление молекулы ДНК, поврежденной ультрафиолетовым излучением в результате последующего воздействия видимым светом называется:

- : эксцизионная репарация;
- : темновая репарация;
- +: фотореактивация.

73. Комплекс ДНК с белком – это:

- : ген;
- : генотип;
- +: хроматин;
- : оперон.

74. Субстратом фермента фотореактивации служат:

- : пуриновые димеры;
- : остатки фосфорной кислоты;
- : дезоксирибоза.
- +: пиримидиновые димеры;

75. Мономерами нуклеиновых кислот являются:

- : нуклеозиды;
- : аминокислоты;
- : углеводы;
- +: нуклеотиды.

76. «Узнавание» повреждения в ДНК и надрезание одной из цепи осуществляется ферментом:

- : ДНК – лигазой;
- : геликазой;
- +: эндонуклеазой;
- : топоизомеразой.

77. Основное отличие прокариот от эукариот:

- : присутствие рибосом;
- +: отсутствие ядра;
- : наличие плазматической мембраны;
- : синтез АТФ.

78. Основным ферментом, ответственным за репаративный синтез ДНК, это:

- + : ДНК-полимераза I;
- : ДНК-полимераза II;
- : ДНК-полимераза III.

79. Последний этап эксцизионной репарации заключается в:

- : удалении димера;
- + : восстановлении непрерывности цепи;
- : ресинтезе ДНК.

80. Система из одного или нескольких структурных генов и их оператора составляет:

- : репликон;
- + : оперон;
- : геном;
- : интрон.

81. Пигментная ксеродерма – тяжелое наследственное заболевание при котором нарушен процесс:

- : репликации;
- + : репарации;
- : рекомбинации.

82. Хромосомы – это:

- : нити ДНК видимые в микроскоп во время интерфазы;
- + : спиралевидные нити ДНК видимые в микроскоп во время митоза;
- : нити ДНК, разошедшиеся в телофазе;
- : тонкие нити ДНК + РНК, находящиеся как в ядре, так и в цитоплазме.

83. Неточность восстановления первичной структуры ДНК может происходить при:

- + : SOS – репарации;
- : эксцизионной репарации;
- : темновой репарации;
- : фотореактивации.

84. Органелла клетки, с участием которой осуществляется биосинтез белка называется:

- : клеточный центр;
- + : рибосома;
- : эндоплазматическая сеть;
- : митохондрия.

85. К пуриновым основаниям относят:

- + : аденин;
- : урацил;

- : тимин;
- +: гуанин.

86. Основное отличие нуклеотида от нуклеозида заключается в том, что:

- +: присутствует фосфатная группа;
- : вместо урацила – тимин;
- : отсутствует молекула дезоксирибозы;
- : присутствует азотистое основание.

87. Некодирующая часть гена, не содержащая кодонов и удаляемая из молекулы РНК при ее процессинге называется:

- : экзон;
- : репликон;
- +: интрон;
- : оперон.

88. Процессинг – это:

- +: образование молекул мРНК;
- : образование молекул тРНК;
- : образование молекул яРНК;
- : образование молекул рРНК.

89. Перенос генетической информации от ДНК к РНК, который заключается в избирательном синтезе молекул мРНК, комплементарных определенным участкам ДНК называется:

- : трансляцией;
- : репарацией;
- : репликацией;
- +: транскрипцией.

90. Межгенные участки ДНК называются:

- : нуклеосомами;
- : оперонами;
- : фрагментами Оказаки;
- +: спейсерами.

91. Восстановление нативной первичной структуры молекулы ДНК называется:

- : репликация;
- : транскрипция
- : трансляция;
- +: репарация;

92. Пострепликативная репарация характерна для:

- : прокариот;

- : эукариот;
- +: прокариот и эукариот;
- : для некоторых прокариот.

93. Не существует следующего типа репарации:

- : темновая репарация;
- : пострепликативная репарация;
- +: транскрипционная репарация;
- : фотореактивация.

94. Репликация ДНК – это:

- : перенос информации на РНК;
- : расхождение нитей ДНК;
- +: удвоение ДНК;
- : присоединение ДНК и белка.

95. Хроматин – это:

- +: генетический материал клетки;
- : материал, из которого строится рибосома;
- : производная митохондрий;
- : место синтеза белка.

96. Генетически идентичные клетки образуются при:

- +: митозе;
- : мейозе;
- : амитозе;
- : оплодотворении.

97. С сателлитной ДНК ведётся синтез:

- : иРНК;
- : тРНК и рРНК;
- : всех типов РНК;
- +: синтез не ведётся.

98. Существование процессов репарации возможно благодаря:

- : левозакрученности спирали ДНК;
- : антипараллельности цепей ДНК;
- +: наличию двух комплементарных цепей ДНК;
- : правозакрученности спирали ДНК.

99. Ген это-:

- : участок молекулы РНК;
- +: участок молекулы ДНК;
- : комплекс ДНК с белком;
- +: единица мутации.

100. Наследственная информация в клетках бактерий содержится в:

- + : кольцевой ДНК;
- : цитоплазме;
- : ядре;
- : белке.

101. В эксцизионной репарации отсутствует этап:

- : инцизия;
- + : рекомбинация;
- : ресинтез ДНК;
- : эксцизия.

102. К темновой репарации относят:

- : фотореактивация;
- + : эксцизионная репарация;
- + : пострепликативная репарация.

103. Кодон, инициирующий начало синтеза белка, это:

- + : АУГ;
- : ЦГЦ;
- : УАА;
- : ГЦА.

104. Мутации, возникающие в результате направленного воздействия факторов внешней и внутренней среды называются:

- : спонтанными;
- + : индуцированными;
- : соматическими;
- : генеративными.

105. Мутаген, это

- + : причина, вызывающая появление мутаций;
- : участок, в пределах которого произошла мутация;
- : процесс, в результате которого происходит изменение генетического материала;
- : процесс, приводящий к восстановлению целостности структуры ДНК.

106. Генные мутации представляют изменения генов, ведущие к появлению:

- : новых геномов;
- : новых групп сцепления;
- + : новых аллелей;
- : новых аберраций.

107. Генетические изменения, приводящие к качественно новому

проявлению основных свойств генетического материала называются:

- : трансляция;
- +: мутация;
- : редупликация;
- : транскрипция.

108. Хромосомные мутации ведут к появлению:

- : новых аллелей;
- +: новых групп сцепления;
- : новых геномов;
- : кратному увеличению числа хромосом.

109. Дискретность генетического материала выражается в:

- : существовании групп сцепления генов;
- : линейной последовательности генов в группе сцепления;
- +: существовании генов, хромосом, генома – проявляемого в виде множества аллелей.

110. Генетический код записан на языке:

- : ДНК;
- : белка;
- : АТФ;
- +: РНК.

111. В зависимости от природы клеток мутации подразделяются на:

- : спонтанные и индуцированные;
- +: генеративные и соматические;
- : генные, хромосомные, геномные;
- : летальные, нейтральные, благоприятные.

112. Перечислите свойства, присущие генетическому коду:

- +: линейность;
- +: триплетность;
- : репарируемость;
- +: неперекрываемость.

113. Из 64 кодонов генетического кода, кодонов не кодирующих аминокислот:

- +: 3;
- : 8;
- : 10;
- : 24.

114. Молекулярные невидимые в световом микроскопе изменения структуры ДНК представляют собой:

- : хромосомные мутации;
- : геномные мутации;
- +: генные мутации;
- : хромосомные aberrации.

115. Изменение кодонов, которое приводит к остановке считывания информации называется:

- : миссенс-мутация;
- : сдвиг рамки считывания;
- +: нонсенс – мутация.

116. Что относят к физическим мутагенам:

- : пестициды;
- : лекарственные препараты;
- : вирусы;
- +: ионизирующее излучение.

117. Выпадение участков генетического материала, протяженностью от нескольких нуклеотидов до участков хромосом, называется:

- : дупликация;
- : репликация;
- +: делеция;
- : терминация.

118. Изменение числа хромосом, кратное гаплоидному набору, это:

- : aberrация;
- +: полиплоидия;
- : репарация;
- : делеция.

119. Транспозоны – это:

- +: мигрирующие генетические элементы;
- : тип хромосомных мутаций;
- : структурный элемент оперона;
- : разновидность гена – регулятора.

120. К хромосомным перестройкам относят:

- +: делеции;
- +: дефишенси;
- : трансляцию;
- : полиплоидию.

121. Замена пуринового основания на пиримидиновое в пределах одной пары, изменяющая ориентацию, это:

- +: трансверзия;

- : делеция;
- : нонсенс – мутация;
- : сдвиг рамки считывания.

122. Из перечисленного является мутагеном - :

- +: УФ излучение;
- : аминокислоты;
- +: вирусы гриппа;
- : липиды.

123. Изменение числа отдельных хромосом или пloidности структуры неизменных хромосом, это:

- : генные мутации;
- : мутации в структуре РНК;
- : хромосомные мутации;
- +: геномные мутации.

124. Впервые повреждающее действие рентгеновского излучения на растениях обнаружил:

- : А. Коренберг;
- +: Л. Стадлер;
- : Т. Морган;
- : А. Серебровский.

125. Сплайсинг - это:

- : передача информации от ДНК к мРНК;
- : биосинтез РНК на матрице ДНК;
- +: вырезание из предшественника мРНК интронов и ковалентное соединение экзонов с образованием зрелых молекул мРНК;
- : синтез белка, осуществляемый на матрице РНК.

126. Спонтанные мутации у человека происходят с частотой:

- : 10^{-10}
- +: 10^{-5}
- : 10^3
- : 10^8

127. Химический мутагенез был впервые открыт на примере:

- +: азотистого иприта;
- : перекиси водорода;
- : бензола;
- : сахарозы.

128. IS – элементы были впервые обнаружены в геноме:

- + : E. coli
- : кукурузы;
- : человека;
- : дрозофилы.

129. Участок хромосомы в области первичной перетяжки, которым она связана с нитями веретена деления называется:

- + : центромера;
- : сферосома;
- : клеточный центр;
- : теломера.

130. Организмы, в клетках которых ДНК замкнута в кольцо, это:

- : гетеротрофы;
- : эукариоты;
- + : прокариоты;
- : грибы.

131. Инверсии, это:

- + : хромосомные перестройки, связанные с поворотом отдельных участков хромосомы на 180° ;
- : удвоение участка хромосомы;
- : утрата какого-либо участка хромосомы;
- : добавление добавочной хромосомы.

132. В соматических клетках дрозофилы содержится 8 хромосом, а в половых клетках:

- : 16;
- : 32;
- : 2;
- + : 4.

133. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости был сформулирован:

- : А.С. Серебровским;
- + : Н.И. Вавиловым;
- : Т. Морганом;
- : И. Рапопортом.

134. В ядрышковом организаторе заключены:

- + : гены, кодирующие рРНК;
- : гены, кодирующие иРНК
- : сателитная ДНК.
- : гены, кодирующие тРНК;

135. Совокупность признаков набора хромосом (форма, размеры и т.д.):

- : геном;
- +: кариотип;
- : фенотип;
- : генотип.

136. Впервые мутационная теория зародилась в начале XX в. в работах:

- : Н.И. Вавилова;
- +: Г. Де Фриза;
- : Г. Менделя;
- : Т. Моргана.

137. Последовательности нуклеотидов сильно варьируют в:

- +: интронах
- : структурных генах;
- : операторах.
- : экзонах.

138. Изменения мутантного гена, приводящие к восстановлению функций дикого типа называются:

- : генеративными мутациями;
- : соматическими мутациями;
- +: обратными мутациями.
- : нейтральными мутациями;

139. Реципрокный обмен участками между негомологичными хромосомами называется:

- : трансдукцией;
- : трансверсией;
- +: транслокацией;
- : кроссинговером.

140. Впервые мигрирующие генетические элементы были описаны:

- : Н. Дубининым;
- +: Б. Мак-Клинтком;
- : Х. Корана;
- : Т. Морганом.

141. Нерасхождение хромосом во время клеточного деления или утрата хромосом во время анафазы являются причинами:

- : геномных мутаций;
- +: хромосомных аберраций;
- : генных мутаций;
- : межхромосомных транслокаций.

142. Индуктор:

- : связывается с репрессором и предотвращает его посадку на промотор;
- +: связывается с репрессором и предотвращает его посадку на оператор;
- : связывается с терминаторными кодонами и индуцирует дальнейший синтез белка;
- : связывается с промотором и предотвращает посадку репрессора на оператор.

143. Механизм приводящий к новым генным комбинациям - :

- : трансляция;
- : транскрипция;
- +: кроссинговер;
- : конъюгация.

144. Участок молекулы ДНК, с которым связывается РНК-полимераза, что сопровождается инициацией транскрипции соответствующих генов, это:

- +: промотор;
- : терминатор;
- : репликатор;
- : транскриптор.

145. Экспрессией гена называется:

- : перенос информации с РНК на ДНК;
- +: синтез мРНК, кодируемой данным геном;
- : синтез копии ДНК;
- : синтез полипептидной цепи.

146. Хромосомы, имеющие одинаковый порядок генов называются:

- : метацентрические;
- +: гомологичные;
- : интерфазные;
- : акроцентрические.

147. Основное отличие эухроматин от гетерохроматина:

- +: в нем расположена большая часть генов;
- : у них нет различий по генному составу;
- : он не несет генов.
- : в нем расположена меньшая часть генов;

148. Транскрипция заканчивается, когда молекула РНК-полимеразы достигает:

- : промотора;
- : интрона;
- +: терминатора;

-: оперона.

149. Зрелая молекула матричной РНК образуется в процессе:

- : трансляции;
- + : процессинга;
- : репликации;
- : конъюгации.

150. Каждая хромосома перед делением клетки состоит из двух одинаковых нитей:

- + : хроматид;
- : центриолей;
- : центромер;
- : нуклеосом.

151. Функция информационной РНК:

- : перенос аминокислот к месту синтеза белка;
- + : передача информации о структуре белка рибосомам;
- : организация синтеза АТФ;
- : участие в синтезе рРНК.

152. Процесс транскрипции осуществляется с помощью фермента:

- : ДНК-полимеразы;
- : ДНК-лигазы;
- : топоизомеразы;
- + : РНК-полимеразы.

153. Специфическая последовательность нуклеотидов, многократно усиливающая транскрипцию генов РНК-полимеразой II, называется:

- : оператор;
- : терминатор;
- : экзон;
- + : энхансер.

154. Место, к которому присоединяется РНК-полимераза, прежде чем начать перемещаться вдоль ДНК, транскрибируя структурные гены называется:

- : оператор;
- + : промотор;
- : репрессор;
- : энхансер.

155. Система из одного или нескольких структурных генов и их оператора составляет:

- : интрон;
- + : оперон;

- : экзон;
- : геном.

156. Верным является следующее утверждение:

- +: длина гена существенно больше длины мРНК;
- : длина гена существенно меньше длины мРНК;
- : длина гена и длина мРНК одинакова.

157. Альтернативный сплайсинг, это:

- : перенос аминокислот к месту синтеза белка;
- : синтез РНК-полимеразы;
- : перенос информации с РНК на белок;
- +: возможность с одного гена считывать более одного типа мРНК.

158. Способность регуляторных белков связываться с оператором зависит от взаимодействующих с этими белками низкомолекулярных соединений, которые называются:

- : терминаторами;
- +: эффекторами;
- : энхансерами;
- : промоторами.

159. Автономные участки, в которых происходит репликация ДНК это:

- : оперон;
- : интрон;
- +: репликон;
- : ген.

160. Регуляторные белки, которые, связываясь с оператором, блокируют синтез белка называются:

- : энхансеры;
- +: белки-репрессоры;
- : белки-активаторы;
- : гистоновые белки.

161. Процесс, при котором генетическая информация передается от РНК вируса к ДНК, называется:

- : трансляцией;
- : альтернативным сплайсингом;
- +: обратной транскрипцией;
- : процессингом.

162. Из перечисленных ниже органелл непосредственно участвуют в процессе трансляции:

- +: рибосома
- : митохондрия;

- : эндоплазматическая сеть;
- : лизосома.

163. Совокупность процессов декодирования генетической информации называется:

- +: экспрессия генов;
- : конъюгация;
- : репарация;
- : трансдукция.

164. Вырожденность генетического кода означает что:

- : каждая аминокислота кодируется группой из трех нуклеотидов;
- : каждому кодону соответствует только одна аминокислота;
- +: одна аминокислота может кодироваться не одним, а несколькими определенными триплетами нуклеотидов;
- : кодоны прочитываются в направлении от 5' – конца к 3' концу.

165. Механизм, приводящий к новым генным комбинациям:

- : трансляция;
- : транскрипция;
- +: кроссинговер;
- : конъюгация.

166. Кроссинговер никогда не происходит в пределах:

- : хромосомы
- +: гена
- : хроматиды
- : генома.

167. ТАТА – последовательностями или последовательностями Прибнова называют нуклеотидные последовательности входящие в состав:

- : операторов;
- : терминаторов;
- +: промоторов;
- : энхансера.

168. В процессе митоза благодаря конъюгации и кроссинговеру могут возникнуть:

- : соматические мутации;
- +: новые комбинации генов
- : фенотипические изменения;
- : полиплоиды.

169. На то что, биосинтез белка в бактерии находится под двойным генетическим контролем, впервые в 1961 году указали:

- : Дж. Уотсон и Ф. Крик;
- : М. Ниренберг, С. Очоа и Х. Корана
- + : Ф. Жакоб и Ж. Моно;
- : Т. Морган и К. Бриджес.

170. Каждый нуклеотид одной нити спарен с противолежащим нуклеотидом второй нити по правилу:

- : антипараллельности;
- + : комплементарности;
- : линейности;
- : неперекрываемости.

171. В 1930-х гг. впервые указал на возможность делимости гена:

- : Н. Кольцов;
- : Т. Морган;
- + : А. Серебровский;
- : Х. Корана.

172. Процесс транскрипции осуществляется в:

- + : ядре;
- : митохондриях;
- : цитоплазме;
- : лизосомах.

173. В ядре оплодотворенной яйцеклетки человека содержится 46 хромосом, а в ядре клетки печени человека:

- : 23;
- + : 46;
- : 28;
- : 48.

174. Обмен генетической информацией между гомологичными хромосомами происходит в процессе:

- : оплодотворения;
- : митоза;
- : цитокинеза;
- + : мейоза.

175. Ниже перечислены различные матричные процессы. Верными из них являются:

- + : ДНК → РНК;
- + : РНК → ДНК;
- : белок → ДНК;
- + : РНК → белок.

176. Молекула мРНК имеет длину 336 нуклеотидов, включая иницирующие

и терминирующие кодоны. Число аминокислот, считываемых с данной мРНК будет следующим:

- : 330;
- +: 111;
- : 630;
- : 999.

177. Строго равномерно распределяются между дочерними клетками в процессе митоза:

- : рибосомы;
- : митохондрии;
- : хлоропласты;
- +: хромосомы.

178. Кристы - это:

- +: складки внутренней мембраны митохондрии;
- : складки наружной мембраны митохондрии;
- : межмембранные образования;
- : окислительные ферменты.

179. Невозможность выявить сцепленность определенных генов с хромосомными генами позволяет установить процесс:

- : репликацию;
- : процессинг;
- +: внеядерную наследственность;
- : обратную транскрипцию.

180. Азотистые основания, являющиеся производными пурина:

- : тимин и урацил
- : цитозин и тимин;
- +: аденин и гуанин.

181. Болезни, возникающие в результате мутаций в митохондриальной ДНК наследуются по:

- +: материнской линии;
- : отцовской линии;
- : не передаются по наследству.

182. Органеллы клетки, ответственные за продукцию АТФ путем окислительного фосфорилирования называются:

- : пластиды;
- : аппарат Гольджи;
- +: митохондрии;
- : рибосомы.

183. Размер митохондриальной ДНК человека составляет:

- : 1000 п.н;
- +: 16569 п.н;
- : 54800 п.н.

184. Митохондриальная ДНК представляет собой:

- +: замкнутую двухцепочечную спираль;
- : замкнутую одноцепочечную спираль;
- : линейную двухцепочечную спираль.

185. В общей сложности мтДНК человека содержит:

- : 7 митохондриальных генов;
- +: 37 митохондриальных генов;
- : 107 митохондриальных генов.

186. Из перечисленных ниже утверждений является верным:

- +: размеры хлоропластной ДНК больше размеров митохондриальной ДНК;
- : размеры хлоропластной ДНК меньше размеров митохондриальной ДНК;
- : размеры хлоропластной ДНК и размеры митохондриальной ДНК одинаковы.

187. Ген – регулятор осуществляет:

- +: регуляцию активности генов, препятствуя переходу структурных генов в активное состояние;
- : регуляцию синтеза фермента РНК-полимеразы;
- : регуляцию активности генов, инициируя переход структурных генов в активное состояние;
- : регуляцию процесса трансляции.

188. Хиазмы - это:

- +: точки соединения двух гомологичных хромосом;
- : сближение гомологичных хромосом;
- : сливание гомологичных хромосом.

189. Размер хлоропластной ДНК составляет:

- : 1500 пн;
- : 10-100 тпн;
- +: 80-600тпн;
- : 15000 тпн.

190. Интроны отсутствуют в:

- +: митохондриальной ДНК;
- : хлоропластной ДНК
- : в ядерной ДНК;
- : в бактериальной ДНК.

191. Хлоропластная ДНК присутствует в:

- : митохондриях;
- : ядре;
- +: пластидах;
- : ядрышке.

192. Структуры клеток, содержащие комплекс ДНК + гистон:

- : митохондрии;
- : пластиды;
- +: хромосомы
- : рибосомы.

193. Ядрышковый организатор – это:

- +: место вторичной перетяжки;
- : место синтеза тРНК;
- : место прикрепления рибосом;
- : место первичной перетяжки.

194. Органоиды, отсутствующий в животной клетке, это:

- : митохондрии;
- +: хлоропласты;
- : клеточный центр;
- : лизосомы.

195. Митохондрии и пластиды относятся к полуавтономным клеточным структурам

- +: у них имеется собственный генетический материал;
- : они способны к самостоятельному делению;
- : их обмен веществ не связан с клеточными;
- : они имеют одинарную мембрану.

196. Хроматин – это:

- : РНК + белок;
- +: ДНК + белок;
- : липид + углевод
- : липид + белок.

197. Перечислите болезни, возникающие в результате мутаций в митохондриальной ДНК:

- : болезнь Дауна;
- : фенилкетонурия;
- +: гетероплазия;
- +: Синдром Кернса-Сейра.

198. Отсутствие типичного количественного менделеевского расщепления

признаков в потомстве, зависимого от расхождения гомологичных хромосом в мейозе может указывать на:

- : ядерную наследственность;
- +: внеядерную наследственность;
- +: цитоплазматическую наследственность;
- : отсутствие процессов рекомбинации генетического материала.

199. Основное отличие индуцибельной репрессии от конститутивной:

- +: индукция фермента, только в присутствии надлежащего индуктора;
- : индукция фермента, только в отсутствии надлежащего индуктора;
- : индукция фермента, только при наличии мутаций в гене – регуляторе;
- : индукция фермента, только в присутствии белка репрессора.

200. Процесс, при котором индуктор связывается с определенным участком белка, изменяя его конформацию, и влияя на его активность получил название:

- : позитивная регуляция;
- +: аллостерический контроль;
- : негативная регуляция;
- : конститутивная экспрессия.

201. Контроль по типу негативной регуляции осуществляется, когда:

- +: гены транскрибируются при условии, что они не выключены регуляторным белком;
- : транскрипция осуществляется только при наличии мутации в структурном гене;
- : регуляторный белок не связывается с промотором;
- : гены транскрибируются при любых условиях.

202. Первое открытие, касающееся репарации индуцированных УФ нуклеотидных сшивок, впоследствии получившее название фотореактивация осуществил в 1949г. :

- +: А. Кельнер
- : Т. Морган
- : М. Митчелл
- : М. Мезелсон и Ф.Сталь

203. Генная конверсия происходит между:

- +: двумя тесно сцепленными генами
- : гомологичными хромосомами;
- : негомологичными хромосомами
- : двумя мобильными генетическими элементами

204. Внутрихромосомные обмены, представляющие собой замкнутые в кольцо спаренные участки хроматид, не содержащие центромер и

сопровождаясь появлением делетированной хромосомы образуют:

- + : ацентрические кольца
- : дицентрики
- : робертсоновские транслокации
- : инверсии

205. Белок Rec-A – фермент, участвующий в процессе:

- : общей рекомбинации и репарации ДНК;
- : геной конверсии
- : ресинтезе ДНК
- : входит в состав фермента транспозазы

206. Образующаяся в процессе обмена одноцепочечными участками между родительскими двуцепочечными молекулами ДНК крестообразная структура, получила название:

- : AP-сайт
- + : структура Холлидея
- : структура Коренберга
- : модель М.Мезелсона и Ф.Сталя.

207. Участки нуклеотидных последовательностей, получившие название attP и attB, обеспечивают протекание процесса:

- + : сайт-специфической рекомбинации
- : негомологичной рекомбинации
- : геной конверсии;
- : кроссинговера

208. Интеграция профага практически всегда происходит в участке attB, локализованном в хромосоме E.coli и расположенном между генами:

- + : gal и bio
- + : recA и lex A
- + : uvr и his
- + : recB и recC

Список вопросов для подготовки к зачету

1. Предмет, задачи и методы молекулярной генетики.
2. Экспериментальные доказательства генетической функции ДНК.
3. Химическое строение молекулы ДНК. Структура ДНК.
4. Конформации ДНК (А, В и Z-формы). Нуклеотидный состав ДНК и конформации ДНК.
5. Пространственное строение ДНК. Большая и малые бороздки ДНК. Узнавание ДНК белками в малой и большой бороздке.
6. Подвижность структуры ДНК. Свехспирализация. Неканонические структуры ДНК. Изгибы в ДНК (упаковка ДНК и регуляция транскрипции). Топоизомеры. Топоизомеразы.
7. Полуконсервативная репликация ДНК. Механизм репликации.
8. Вилка репликации ДНК. Регуляция репликации ДНК у бактерий. Понятие о репликоне и репликаторе.
9. Репликация у эукариот. Полирепликонное строение хромосомы.
10. Клеточный цикл эукариотической клетки. Теломераза и репликация ДНК у эукариот.
11. Методы конструирования гибридных молекул ДНК *in vitro*.
12. Векторные молекулы ДНК.
13. Векторы для генетического клонирования – особенности их молекулярной организации.
14. Типы генетических библиотек. Анализ генетических библиотек.
15. Векторы для экспрессии генов – особенности их молекулярной организации. Экспрессия и повышенная продукция рекомбинантных белков в микробных клетках.
16. Микроорганизмы, используемые в генетической инженерии. Взаимосвязи вектор-хозяин.
17. Методы определения нуклеотидной последовательности ДНК.
18. Методы сайт-направленного мутагенеза.

19. Молекулярная диагностика. Полимеразная цепная реакция: методы амплификации нуклеиновых кислот, компоненты и условия проведения полимеразой цепной реакции, методы анализа продуктов амплификации, микрочипы.
20. Внутриклеточная сигнализация. Пути передачи информации в эукариотических клетках. Рецепторы на поверхности эукариотических клеток.
21. Внутриклеточная сигнализация. Краткая характеристика различных типов рецепторов. G-белки. Вторичные мессенджеры. Система протеинкиназ.
22. Регуляция экспрессии генов. Иерархия регуляции.
23. Регуляция экспрессии генов. Факторы транскрипции.
24. Регуляция экспрессии генов. Протоонкогены (мембранные, ядерные и цитоплазматические). Роль протоонкогенов в развитии. Антионкогены.
25. Факторы роста, краткая характеристика. Молекулярная биология и функции фактора роста нервов в качестве примера. Регуляторные пептиды в качестве регуляторов функций эукариотических клеток.
26. Медицинская и этническая геномика. Геном человека, основные черты организации.
27. Медицинская и этническая геномика. Принципы картирования генов наследственных болезней.
28. Генная и клеточная терапии. Динамические мутации, экспансии триплетных повторов.
29. Структура генома дрожжей с точки зрения эукариотической организации наследственного аппарата и процессирования белков.
30. Генная инженерия дрожжей: типы рекомбинантных векторов для клонирования и переноса генетической информации (эписомные, интегративные, репликативные).
31. Искусственные хромосомы дрожжей.
32. Общие понятия о трансгенах и трансгенных организмах.
33. Трансгенные животные в биотехнологии. Методы получения трансгенных животных. Генный таргетинг и эмбриональные стволовые клетки.

34. Трансгенные животные в биотехнологии. Структура трансгенов. Механизмы трансгеноза.
35. Трансгеноз и клонирование животных. Трансгенные животные как биореакторы. Сельскохозяйственные трансгенные животные.
36. Биоинформатика в молекулярной генетике и биотехнологии. Кодирование наследственной информации.
37. Информационный анализ последовательностей нуклеиновых кислот и белков

Словарь терминов.

Аберрация хромосомная – тип мутации, в результате которой происходит нарушение структуры хромосомы.

Автотроф — организм, ассимилирующий энергию либо солнечного света (зеленые растения), либо неорганических веществ (серные бактерии). См. также *Гетеротроф*.

Адаптор – транспорт молекулой тРНК аминокислоты к мРНК, во время трансляции.

Адаптация. Морфологический или функциональный признак организма, позволяющий ему лучше приспособиться к условиям существования; эволюционный процесс, посредством которого организмы приспосабливаются к окружающей среде.

Адаптивная зона — тот или иной особый тип среды, требующий специфических приспособлений. Виды, обитающие в разных адаптивных зонах, обычно различаются по многим морфологическим или физиологическим признакам.

Адаптивное значение. Мера успешности размножения одного организма (генотипа) по сравнению с другими организмами (генотипами); синоним – *селективное значение*.

Адаптивная радиация — возникновение эволюционного разнообразия среди видов, происходящих от общего предка, но расселившихся по разным экологическим нишам.

Аддитивные гены - Гены взаимодействующие друг с другом при определении признака, но не проявляющие ни доминирования (если они аллельны), ни эпистаза (если они находятся в разных локусах).

Аддитивная варианса. Генетическая варианса, обусловленная действием аддитивных генов.

Аддитивная варианса. Генетическая варианса, обусловленная действием аддитивных генов.

Азотистые основания - основания входящие в состав нуклеиновых кислот.

Акклимация — обратимое изменение в морфологии или физиологии организма, возникающее в ответ на изменение в окружающей среде.

Аллель – Одна из двух или большего числа альтернативных форм гена, каждой из которых свойственна уникальная последовательность нуклеотидов. Однако обычно различные аллели данного гена распознают по их фенотипическому проявлению, а не путем сравнения нуклеотидных последовательностей.

Аллелопатия — непосредственное подавление одних видов другими при помощи вредных или ядовитых химических веществ.

Аллопатрические популяции. Популяции, населяющие различные части ареала вида (ср. *Симпатрические популяции*).

Аллоферменты (аллозимы). Альтернативные формы ферментов, кодируемые различными аллелями одного и того же локуса.

Аллотипы – генетически детерминируемые антигенные варианты сывороточных белков, по которым различаются особи одного вида

Аллотетраплоид - особи имеющие диплоидный набор хромосом двух видов.

Амбер-кодон - триплет УАГ в РНК, один из трех бессмысленных кодонов, обуславливающих терминацию белкового синтеза.

Амбер-мутация - любое изменение в ДНК, приводящее к появлению амбер-кодона.

Амейоз (нем. Ameiose; англ. ameiosis) - выпадение мейоза и его замена эквационным делением ядра.

Аминокислоты. Соединения, из которых построены молекулы белков. Всего известно несколько сотен аминокислот, однако в состав белков обычно входит лишь 20 из них .

Амитоз (нем. Amitose; англ. amitosis) (Flemming, 1882 г) - в отличие от непрямого (митоз), прямое деление ядра.

Аммонификация — расщепление белков и аминокислот, при котором в качестве побочного продукта выделяется аммиак.

Амплификация - образование дополнительных копий хромосомных последовательностей, обнаруживаемых в хромосомной или внехромосомной ДНК, увеличение числа копий определённого фрагмента ДНК.

Анализирующее скрещивание - скрещивание с рецессивной родительской формой (*aa*)

Андрогенез - мужской партеногенез. После оплодотворения яйцеклетки материнское ядро элиминируется, и возникающий гаплоидный организм, который называется андрогенетическим, содержит только хромосомный набор отца.

Антигены - инородные вещества проникшие в организм, которые вызывают иммунный ответ (реакцию) синтез антитела.

Антикодон - триплет, занимающий определенное и постоянное положение в структуре молекулы тРНК; комплементарно взаимодействует с кодоном (или кодонами) мРНК.

Антитело. Белок, вырабатываемый иммунной системой высших организмов, который специфическим образом связывает молекулы чужеродных веществ (антигены). Синтез антител начинается в ответ на появление в организме антигенов.

Антимутагены - агенты, обладающие способностью понижать частоту спонтанных или индуцированных мутаций.

Апвеллинг — вертикальные течения, обычно вблизи берегов, выносящие питательные вещества из глубин океана в поверхностные слои.

Апомиксис - замена полового размножения другим, неполовым процессом, не связанным со слиянием ядер или клеток (у зоологических объектов партеногенез).

Анеуплоидия – изменение числа хромосом, не кратное гаплоидному набору, вследствие утраты или добавления одной или нескольких хромосом.

а-Разнообразие— см. *Разнообразие*.

Ассортативное (преимущественное) скрещивание. Неслучайный выбор брачного партнера в отношении какого-то одного или нескольких признаков. Ассортативное скрещивание положительно (отрицательно), когда частота скрещиваний между сходными (различающимися) особями больше, чем можно было бы ожидать при случайном выборе (ср. *Случайное скрещивание*)

Ассоциация — группа видов, обитающих в одном месте.

Аутбридинг. Скрещивание между генетически различными, а не близкородственными особями.

Аутосомы – все хромосомы, кроме половых; в диплоидной клетке имеется по две копии каждой аутосомы.

Аутэкология — изучение живых организмов в связи с окружающей их физической средой.

Базиген – нормальный аллель серии множественных аллелей.

Бактериофаги (фаги) – вирусы, инфицирующие бактерии.

Белок. Полимер, состоящий из одно из одной или нескольких полипептидных субъединиц и обладающий характерной трехмерной структурой, определяемой последовательностью входящих в его состав аминокислотных остатков.

Бентосные организмы — организмы, обитающие на дне рек, озер и океанов.

Белок-репрессор – способен связываться с оператором на ДНК или с РНК, предотвращая соответственно транскрипцию или трансляцию.

Бессмысленный кодон – один из трех триплетов, УАГ, УАА, УГА, вызывающих терминацию синтеза белка (УАГ известен как amber-кодон, УАА – как ochre-кодон, УГА – как opal-кодон).

β-Разнообразие — см. *Разнообразие*.

Библиотека генома – набор клонированных фрагментов ДНК, содержащий весь геном.

Биометрия – наука о применении математических методов для изучения живых организмов.

Биоразнообразие – все виды растений, животных, микроорганизмов, а также экосистемы и экологические процессы, частью которых они являются.

Биотехнология – комплексная многопрофильная область научно-технического прогресса, включающая разнообразный микробиологический синтез, генетическую и клеточную инженерию, инженерную энзимологию, использование знаний условий и последовательности действия белковых ферментов в организме растений, животных и в промышленных реакторах.

«Бутылочное горлышко». Период, когда популяция состоит всего из нескольких особей.

Варианса (дисперсия). Мера изменчивости, вычисляемая по сумме квадратов разностей между индивидуальными значениями признака и средним по выборке.

Ведущая цепь – цепь ДНК, синтезирующаяся непрерывно в $5' \rightarrow 3'$ направлении.

Вектор для клонирования – любая плазида или фаг, в которые может быть встроена чужеродная ДНК с целью клонирования.

Веретено – структура, образующаяся в процессе деления эукариотической клетки; после растворения ядерной оболочки к веретену с помощью микротрубочек прикрепляются хромосомы.

Ветеринарная генетика – наука, изучающая наследственные аномалии и болезни с наследственной предрасположенностью, разрабатывающая методы диагностики, генетической профилактики и селекции животных на устойчивость к болезням.

Вид — группа фактически или потенциально скрещивающихся между собой популяций, которые репродуктивно изолированы от всех других организмов.

Видообразование. Процесс образования видов.

Вирулентность – степень патогенности в отношении животных определенного вида.

Влажность завядания — минимальное содержание влаги в почве, при котором растения в состоянии получать ее.

Внутривидовая конкуренция — конкуренция между особями, принадлежащими к одному и тому же виду.

Восприимчивость – предрасположенность организма к действию физических, химических и биологических факторов, приводящих к патологическому состоянию.

Время генерации — средний возраст, в котором самка приносит потомство.

Врождённая аномалия – отклонение, имеющееся при рождении.

Вставки (инсерции) – обнаруживаются благодаря присутствию в ДНК дополнительных пар оснований.

Вторичная сукцессия — смена сообществ в местообитаниях, в которых климаксное сообщество было нарушено или совершенно уничтожено.

Вторичное отношение полов. См. *Отношение полов.*

Выживаемость — доля новорожденных особей, дожившихся до определенного возраста.

Вырожденность генетического кода – соответствие нескольких кодонов одной аминокислоте. Замена в третьем основании кодона не всегда приводит к замене аминокислоты.

Выщелачивание — вымывание растворимых соединений из органических остатков или из почвы.

Гамета – Зрелая репродуктивная клетка, способная при слиянии с аналогичной клеткой другого пола образовать зиготу и содержащая гаплоидный набор хромосом.

Гаметогенез – процесс развития половых клеток.

Гаплоидный набор хромосом – содержит по одной копии каждой аутосомы и одну половую хромосому; гаплоидное число хромосом (n) является характеристикой гамет.

Гаплотип – совокупность сцепленных генов одной хромосомы, контролирующей аллогруппу.

Гемизиготность – наличие в хромосомном наборе особи только одной аутосомы из пары гомологичных аутосом, одной половой хромосомы (ХО) или пары разных половых хромосом (ХУ).

Гемизиготный ген. Ген, присутствующий в генотипе лишь в одном экземпляре (копии).

Ген - Последовательность нуклеотидов в геноме организма, которой может быть приписана определенная функция, иными словами, ген – это нуклеотидная последовательность, либо кодирующая полипептид, либо определяющая ту или иную транспортную РНК, либо необходимая для правильной транскрипции какого-то другого гена.

Генеративные мутации – мутации, происходящие в половых клетках.

Генетика – наука о наследственности и изменчивости живых организмов.

Генетическая аномалия - морфофункциональное нарушение в организме животного, возникающее в результате генных или хромосомных мутаций.

Генетическая варианса. Доля фенотипической вариансы, обусловленная различиями в генетической организации особей в популяции.

Генетический груз - совокупность вредных генных и хромосомных мутаций.

Генетический дрейф. См. *Случайный генетический дрейф*.

Генетический код - совокупность кодонов (триплетов), кодирующих аминокислоты.

Генетический полиморфизм - долговременное существование в популяциях двух и более генотипов с частотой (1% и более), превышающих вероятность возникновения повторяющихся мутаций.

Ген-модификатор. Ген, который при взаимодействии с другими генами изменяет их фенотипическое проявление.

Генная инженерия - раздел биотехнологии, связанный с целенаправленным конструированием *in vitro* новых комбинаций генетического материала, способного размножаться в клетке и синтезировать определенный продукт.

Генные (точковые) мутации - изменения в структуре ДНК.

Генный баланс - соотношение и взаимодействие всех генов, влияющих в той или иной степени на признак.

Геном - 1. Полный гаплоидный набор генов или хромосом клетки или организма. 2. Весь генетический материал клетки, организма.

Геномика – раздел молекулярной генетики, изучающий геном, индивидуальные гены на молекулярном уровне, структуру (сиквенс) гена, его экспрессию и механизм редукции активности, клонирование генов и использование их в генно-инженерных целях

Геномные мутации – мутации, обуславливающие изменения числа хромосом в кариотипе.

Генотип - Вся генетическая информация, содержащаяся в организме; генетическая организация особи в одном или нескольких рассматриваемых локусах (ср. *Фенотип*); совокупность генов организма.

Генотипическая среда - комплекс генов организма, в котором происходит действие изучаемого гена.

Генофонд - совокупность аллелей (генов) одной популяции (породы и т.д.), характеризующихся определенной частотой.

Гены-модификаторы - гены, не проявляющие собственного действия, но усиливающие или ослабляющие эффект действия других генов.

Гермафродит - особь, имеющая гонады и (или) половые органы противоположного пола.

Гетерогаметный пол - Пол, образующий гаметы двух типов, в которых содержится по одной из двух различных половых хромосом; характеризуется хромосомным набором $2A+XY$.

Гетерогамные скрещивания. Скрещивания между особями, взятыми из различных популяций вида.

Гетерозигота - диплоидный организм, в гомологичных хромосомах которого находятся две разные аллели данного гена (Aa).

Гетерозиготность. Доля особей, гетерозиготных по данному локусу, или доля гетерозиготных локусов в генотипе особи.

Гетерозис - гибридная мощь, превосходство гибридов в отношении какого-то одного или по ряду признаков над обеими родительскими формами; синонимы: *гибридная сила* и *гибридная мощь*.

Гетеротроф — организм, использующий в качестве источника энергии и питательных веществ материалы органического происхождения. См. также *Автотроф*.

Гетерохроматин - генетически неактивные участки хромосом постоянно находятся в конденсированном состоянии.

Гибридизация - процесс взаимодействия комплементарных цепей РНК и ДНК, образующих гибриды РНК – ДНК.

Гибридома - клеточный гибрид, получаемый слиянием нормального лимфоцита, продуцирующего антитела, и опухолевой клетки; обладает способностью синтезировать моноклональные антитела.

Гидрическая сукцессия — последовательный ряд сообществ наземных растений, развивающийся в таких водных местообитаниях, как болота, в частности торфяные.

Гиполимнион — холодный, бедный кислородом слой воды в озере или другом водоеме, лежащий ниже зоны быстрого изменения температуры воды. См. также *Эпилимнион*.

Гистоны - белки, образующие в комплексе с ДНК нуклеосомы – структурные единицы хроматина в ядрах эукариот.

Гликопротеиды - сложные белки, содержащие углеводные компоненты.

Гомеостаз - внутреннее постоянство организма.

Гомогаметный пол - характеризуется хромосомным набором $2A + XX$.

Гомогамные скрещивания. Скрещивания между особями одной и той же популяции или вида.

Гомозигота - Клетка (или организм), содержащая в данном локусе гомологичных хромосом одинаковые аллели. (AA, aa).

Гомологи - хромосомы, имеющие одинаковые генетические локусы; диплоидная клетка обладает двумя копиями каждого гомолога, по одной от каждого родителя.

Гомозиготность. Доля особей, гомозиготных по данному локусу, или доля гомозиготных локусов в генотипе особи.

Гомологичные хромосомы. Хромосомы или участки идентичные в отношении последовательности локусов и видимой структуры; в процессе эволюции возникают также гомологичные гены и различные структуры, сходные между собой в силу их происхождения от общего предка.

Гомойотермные (теплокровные) организмы — организмы, способные поддерживать постоянную температуру тела, несмотря на изменения температуры окружающей среды.

Гоносомы – половые хромосомы (X или Y).

Гормезис – эффект действия радиации в малых дозах, проявляющийся в адаптивном ответе, стимуляции пролиферации, активации разных биологических процессов.

График серийного замещения — график, выражающий исход конкуренции между двумя видами в экспериментах, в которых изначальное соотношение этих видов было различным.

Дарвиновская приспособленность. Относительная приспособленность одного генотипа по сравнению с другим, оцениваемая по его вкладу в следующие поколения.

Двунаправленная репликация - репликация, при которой две репликационные вилки движутся в противоположных направлениях от общего старта.

Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК). Полинуклеотид, содержащий в качестве углеводного остатка дезоксирибозу; представляет собой основной генетический материал всех клеток.

Деления – хромосомная мутация, в результате которой определенная последовательность нуклеотидов утрачивается (ср. *Дупликация*).

Демографические таблицы — совокупность важнейших статистических данных о популяции: число особей, доживающих до каждого возраста, и плодовитость самок каждого возрастного класса.

Денатурация ДНК или РНК - переход этих молекул из двухцепочной формы в одноцепочную; разделение цепей наиболее часто достигается нагреванием.

Денитрификация—восстановление микроорганизмами нитратов и нитритов до азота.

Детритоядные организмы — организмы, питающиеся мертвым или частично разложившимся органическим веществом.

Дианауза — временное прекращение развития яиц или личинок насекомого, обычно связано с неблагоприятным временем года.

Дигибридное скрещивание - скрещивание, при котором у родителей учитывается два признака, контролируемых двумя локусами.

Диплоид – организм или клетка с двойным (2n) набором хромосом.

Дискордантность - проявление признака только у одного из близнецов.

ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) – биологическая макромолекула, носитель и хранитель генетической информации. См. *Дезоксирибонуклеиновая кислота*.

Домен в молекуле белка - участок аминокислотной последовательности, связанной с определенной функцией.

Доминирование - проявление действия лишь одного из аллелей у гетерозиготного организма.

Дрейф генов (генетико-автоматические процессы) - изменение генетической структуры численно ограниченной популяции в результате действия случайных причин.

Дупликация – абберация, при которой удвоен какой-либо участок хромосомы.

Дыхание — использование кислорода для метаболического разрушения органических соединений с целью извлечения заключенной в них химической энергии.

Емкость среды — число особей, потребности которых могут быть удовлетворены ресурсами данного местообитания.

Естественный отбор — изменение частоты генетических признаков в популяции в результате избирательного выживания и размножения особей, обладающих этими признаками.

Жизненная форма — характерное строение животного или растения.

Заболеваемость - частота заболеваний в популяции или болезненность, болезненное состояние.

Заболевание – возникновение болезни.

Зависящие от плотности факторы — факторы, влияние которых на особей, составляющих популяцию, изменяется с изменением плотности популяции.

Закон Харди-Вайнберга. Принцип, согласно которому частоты генотипов могут быть предсказаны по частотам аллелей при условии случайного скрещивания.

Зигота - оплодотворенная яйцеклетка; образуется в результате слияния двух гамет. Диплоидная клетка.

Зоопланктон — см. *Планктон*.

Идентичные по происхождению гены. Два гена, имеющие одинаковые нуклеотидные последовательности в силу того, что оба происходят от общего предка.

Идиотипы - антигенные различия между антителами, принадлежащими к одному классу, субклассу и аллотипу у отдельных особей.

Идентичные по структуре гены. Два гена, имеющие одинаковые нуклеотидные последовательности независимо от того, происходят они от общего предка или нет.

Изолирующие механизмы. См. *Репродуктивные изолирующие механизмы.*

Изменчивость – свойство живых систем приобретать новые признаки, отличающие их от родительских форм.

Изотип - группа близкородственных иммуноглобулиновых цепей.

Иммунитет - невосприимчивость организма к инфекционным агентам и генетически чужеродным веществам антигенной природы.

Иммунная реакция - адаптивный ответ организма, вызывающий разрушение, нейтрализацию, отторжение или уничтожение генетически чужеродных веществ (бактерии, вирусы, простейшие и т.д.).

Иммунная система организма - совокупность всех лимфоидных клеток, обеспечивающих реализацию реакции иммунитета.

Иммунный ответ (иммунологическая реактивность) - высокоспецифическая форма реакции организма на чужеродные вещества (антигены).

Имуногенетика - наука, изучающая генетический контроль иммунного ответа, генетику несовместимости тканей при их пересадках, закономерности наследования антигенной специфичности, проблему поддержания генетического гомеостаза соматических клеток организма.

Имуноглобулины (Ig) - сложные белки, специфически связывающиеся с чужеродными веществами-антигенами.

Иммунологическая память - способность при повторном контакте с антигеном узнавать и отвечать на него иммунологической реакцией.

Инбредная депрессия - явление снижения жизнеспособности и продуктивности, ухудшение воспроизводительной функции в результате инбридинга.

Инбридинг - спаривание (подбор) близкородственных особей.

Инверсия – аберрация, при которой происходит отрыв участка хромосомы, поворот его на 180^0 и присоединение на прежнее место.

Индекс непрерывности — искусственная шкала градиента того или иного фактора среды, основанная на изменениях в составе сообщества.

Индуктор - небольшая молекула, включающая транскрипцию гена за счет связывания с регуляторным белком.

Индукцированные мутации - возникают под действием мутагенного фактора.

Интерфаза - фаза клеточного цикла между митотическими делениями клетки; подразделяется на G1, и S, G2.

Интерференция - торможение кроссинговера на одном участке кроссинговером на другом.

Интерфероны - группа белков, образующихся в клетках при вирусных инфекциях и обеспечивающих неспецифический противовирусный иммунитет.

Интроны - последовательности внутри структурного гена, которые не участвуют в кодировании белкового продукта гена. После транскрипции гена последовательности, соответствующие интронам, удаляются из мРНК в процессе сплайсинга.

Ион — диссоциированные части молекулы, каждая из которых несет электрический заряд.

Искусственный отбор. Отбор человеком из поколения в поколение животных и растений, основанный на одном или нескольких наследуемых признаках.

Каличе — отложение щелочных солей на поверхности почвы, обычно происходящее в засушливых областях, где грунтовые воды подходят близко к поверхности.

Кальцификация — отложение в почве кальция и других растворимых солей в условиях, когда испарение сильно превосходит количество осадков.

Капсид - белковая оболочка вируса.

Кариотип - набор хромосом соматической клетки организма, характерный для вида по числу, форме и величине.

Карта хромосом - план расположения генов в хромосоме

Катион — часть диссоциированной молекулы, несущая положительный электрический заряд, обычно в водном растворе (например, Ca^{2+} , Na^+ , NH_4^+).

Квантовое видообразование. Быстрое возникновение новых видов, обычно в малых изолятах; как правило, важную роль при этом играют эффект основателя и случайный генетический дрейф. Синоним: *сальтационное видообразование*.

Клеточная инженерия - метод конструирования клеток нового типа на основе их культивирования, гибридизации и реконструкции.

Климакс — конечная стадия сукцессионной последовательности; сообщество, достигшее стационарного состояния при определенном наборе условий среды.

Климатический климакс — характерное для определенного климата сообщество, достигшее стационарного состояния.

Климограмма — диаграмма, на которую нанесен годичный цикл температуры и количества осадков для данной местности.

Клина. Постепенное изменение (градиент) частоты генотипов или фенотипов у ряда смежных популяций.

кДНК - одноцепочная ДНК, синтезированная обратной транскриптазой на матрице РНК.

Клон - совокупность клеток или особей, произошедших от общего предка путем бесполого размножения.

Коадаптация. Согласованное взаимодействие генов; процесс отбора, в результате которого в популяции устанавливается согласованное взаимодействие генов.

Кодирующая цепь - та цепь ДНК, последовательность которой идентична мРНК.

Кодоминантные аллели - аллели, совместно проявляющиеся в гетерозиготе. Ни один не доминирует над другим.

Кодон - Группа из трех смежных нуклеотидов в молекуле мРНК, либо кодирующая определенную аминокислоту, либо обозначающая конец синтеза полипептидной цепи.

Количественная реакция — изменение величины популяции вида-хищника в результате изменения плотности его жертвы. См. также *Функциональная реакция.*

Количественный признак. Признак, имеющий количественное выражение.

Кольцо Бальбиани - гигантский пуф на меченой хромосоме.

Комбинативная изменчивость – наследственная изменчивость, возникающая в потомстве в результате новых сочетаний признаков и свойств при скрещиваниях.

Компенсационная точка — глубина воды, на которой процессы дыхания и фотосинтеза уравнивают друг друга; нижняя граница эвфотической зоны.

Комплементарная цепь - одна из цепей ДНК, используемая в качестве матрицы для синтеза РНК и комплементарная ей.

Конвергентная эволюция — развитие признаков, несущих одинаковые функции, у неродственных видов, которые обитают в среде одинакового типа.

Конкордантность - присутствие болезни у обоих близнецов.

Конкуренция — использование или защита какого-либо ресурса одной особью, снижающая доступность этого ресурса для других особей.

Контрадаптация — *развитие у двух или нескольких видов приспособлений, направленных против других видов.*

Конъюгация - один из способов обмена генетическим материалом у бактерий.

Косвенная конкуренция — использование какого-либо ресурса одной особью, уменьшающее его доступность для других особей. См. также *Прямая конкуренция.*

Коэффициент инбридинга. Вероятность того, что два гена (аллеля) в данном локусе идентичны по происхождению.

Коэффициент отбора. Интенсивность отбора, оцениваемая по относительному вкладу гамет в генофонд следующего поколения.

Кроссинговер - Обмен между гомологичными хроматидами, происходящий в процессе мейоза и лежащий в основе генетической рекомбинации.; если хроматиды имели разные наборы аллелей, то кроссинговер может быть выявлен по образованию генетически рекомбинантных хроматид.

Ксерическая сукцессия — последовательный ряд сообществ наземных растений, развивающийся в местообитаниях с хорошо дренируемой почвой.

Ксерические местообитания — местообитания, в которых продукция растений ограничивается доступностью воды.

Латеризация — выщелачивание силикатов из почвы, происходящее обычно в теплых влажных областях, где почва имеет щелочную реакцию.

Леталь. Ген (или хромосомная мутация), вызывающий гибель организма до достижения им половозрелости; если леталь доминантна, то погибают все ее носители, если же она рецессивна, то погибают только гомозиготы.

Летальные гены - гены, вызывающие гибель организма в 100% случаев.

Летальные мутации – мутации, несовместимые с жизнью.

Лигаза - фермент, способный устранять разрывы в молекуле ДНК, восстанавливая ковалентные связи между 5¹ - и 3¹ – концами молекул.

Лизогения - способность фага существовать в бактерии в виде профага, являющегося компонентом бактериального генома.

Лимфоциты-В - вид лейкоцитов, которые синтезируют и секретируют иммуноглобулины.

Лимфоциты –Т - вид лейкоцитов, которые выполняют различные функции в ходе иммунного ответа.

Локус - место в хромосоме, в котором картируется ген, отвечающий за определенный признак; локус может быть представлен любым аллелем данного гена.

Макроэволюция. Эволюция на уровне более высоких систематических категорий, чем вид; приводит к возникновению новых родов, семейств и других таксонов более высокого ранга.

Маркер (генетический) - любой аллель, используемый в эксперименте.

Медицинская генетика - наука, изучающая роль наследственности в патологии человека, закономерности передачи от поколения к поколению наследственных болезней, разрабатывающая методы диагностики и профилактики наследственной патологии, включая болезни с наследственной предрасположенностью

Межвидовая конкуренция — конкуренция между особями, принадлежащими к разным видам.

Мейоз - два последовательных деления клетки (I и II мейотические деления), в результате которых образуется исходное гаплоидное число хромосом в каждой из четырех образовавшихся клеток. Эти клетки созревают и превращаются в гаметы (сперматозоиды и яйцеклетки).

Менделевская популяция. Группа скрещивающихся между собой организмов, образующая единый генофонд.

Метафаза – стадия митоза и мейоза, при которой хромосомы выстраиваются на экваторе клетки, образуя метафазную пластинку.

Микориза — тесная ассоциация между грибами и корнями деревьев, облегчающая последним поглощение минеральных веществ из почвы.

Мини-сателлитные последовательности (повторы) – простые тандемно повторяющиеся нуклеотидные последовательности генома эукариот с длиной повторяющейся части от 1 до 7 нуклеотидов.

Микросателлиты – присутствующие в эухроматине короткие тандемно повторяющиеся последовательности ДНК

Митоз - деление эукариотической соматической клетки.

Митохондриальные ДНК - небольшие кольцевые молекулы ДНК, присутствующие в митохондриях; кодируют некоторые компоненты митохондрий.

Мицелла — сложная почвенная частица, образующаяся в результате соединения гу-мусных и глинистых частиц и несущая на своей поверхности отрицательный заряд.

Модификационная изменчивость - ненаследственная фенотипическая изменчивость, возникающая под влиянием условий среды и не изменяющая генотип.

Мозаицизм - присутствие в организме клеток (точнее клонов) разного генотипа.

Молчащие мутации - не изменяют продукта, кодируемого геном.

Моногибридное скрещивание - скрещивание, при котором у родителей учитывается один признак, контролируемый одним локусом.

Моноцистронный оперон - кодирует один белок.

Мультимерные белки - состоят более чем из одной субъединицы.

Мутагенез – процесс возникновения мутаций.

Мутагены - факторы, увеличивающие частоту возникновения мутаций, вызывая изменения в ДНК.

Мутация – скачкообразное, стойкое изменение в структуре ДНК и кариотипе.

Мутуализм — взаимоотношения между двумя видами, выгодные для обоих.

Наследование - процесс передачи наследственной информации от одного поколения другому.

Наследственность - свойство организмов обеспечивать материальную и функциональную преемственность между поколениями, а также обеспечивать специфический характер онтогенеза в определенных условиях среды.

Наследственные болезни - болезни, вызываемые мутацией генов одного или нескольких локусов и сопровождающиеся появлением аномалий, уродств и т.д.

Наследуемость - в широком смысле – доля общей фенотипической вариации, остающаяся после исключения вариации, определяемой внешними условиями. В узком смысле – отношение аддитивной генетической вариации к общей фенотипической вариации.

Не зависящие от плотности факторы — факторы, влияние которых на особей, составляющих популяцию, не изменяется с изменением плотности популяции.

Непрерывная изменчивость. Изменчивость в отношении признака, по которому особи лишь слегка отличаются друг от друга, но не распадаются на четко очерченные классы.

Неравновесность по сцеплению. Неслучайное распределение частот аллелей, принадлежащих разным локусам.

Нерасхождение - неспособность хроматид (дуплицированных хромосом) расходит к противоположным полюсам во время митоза или мейоза.

Неслучайное скрещивание. Система скрещивания, при которой частота скрещиваний различных типов между носителями каких-либо признаков отличается от частоты, ожидаемой при случайном скрещивании.

Нехватка - утрата концевых участков хромосом.

Нитрификация — разложение азотсодержащих органических соединений микроорганизмами с образованием нитратов и нитритов.

Новообразование - тип взаимодействия неаллельных генов, когда при их сочетании в одном организме развивается новая форма признака.

Норма реакции - генотипически определяемая способность организма изменять степень выраженности признаков в определенных пределах в зависимости от условий среды.

Нуклеоид - ядерная зона в прокариотической клетке; она содержит хромосому, но не окружена мембраной. Компактное образование у бактерии, содержащее ДНК.

Нуклеосома - основная структурная единица хроматина, состоящая из ~ 200 нуклеотидных пар ДНК и октомера гистоновых белков.

Образ искомого — поведенческий селективный механизм, дающий возможность хищникам повысить эффективность поисков жертвы, имеющейся в изобилии и представляющей; стоящую добычу.

Обратная транскриптаза - РНК-зависимая ДНК-полимераза – фермент, осуществляющий синтез ДНК на матрице РНК.

Общая продукция — суммарная энергия или питательные вещества, ассимилированные организмом, популяцией или сообществом в целом. См. также *Чистая продукция*.

Однонаправленная репликация - единственная репликационная вилка движется от определенной точки, называемой местом начала репликации.

Однонуклеотидные замены (полиморфизмы) – генные мутации, затрагивающие один нуклеотид.

Олиготрофный водоем — водоем с низким содержанием питательных веществ и низкой продуктивностью.

Онтогенез - индивидуальное развитие организма от оплодотворения яйцеклетки до естественной смерти.

Ооцит - женская половая клетка до оплодотворения.

Оперон - единица транскрипции и регуляции у бактерий, состоящая из структурных генов, регуляторного гена (генов) и контролирующих элементов, узнаваемых продуктами регуляторного гена.

Оподзоливание — распад и удаление глинистых частиц из кислых почв в областях с холодным и влажным климатом.

Осмоз — диффузия веществ, растворенных в воде, через клеточную мембрану.

Отбор. См. *Естественный отбор* и *Искусственный отбор*.

Отношение полов. Отношение числа мужских особей к числу женских (выражаемое иногда в процентах) сразу после оплодотворения (первичное отношение полов), у новорожденных (вторичное отношение полов) и при достижении половозрелости (третичное отношение полов).

Отрицательная обратная связь — стремление системы противодействовать вносимому извне изменению и возвращаться к устойчивому состоянию.

Палиндром - последовательность ДНК, которая остается неизменной, если на одной из цепей ДНК ее читать справа налево; состоит из прилежащих друг к другу инвертированных поворотов.

Панмиксия - свободное скрещивание.

Партеногенез -. Развитие организма из гаметы самки без участия гамет самца.

Патогенность - способность паразитировать в организме животного.

Пенетрантность - частота, с которой доминантный или рецессивный ген в гомозиготном состоянии проявляется фенотипически.

Первичная продуктивность — скорость ассимиляции (общая первичная продуктивность) или скорость накопления (чистая первичная продуктивность) энергии и питательных веществ зелеными растениями и другими автотрофами.

Первичная сукцессия — последовательность сообществ, развивающихся во вновь возникшем местообитании, лишенном жизни.

Пищевая сеть — абстрактное понятие, позволяющее представить себе различные пути потока энергии через популяции, составляющие сообщество.

Пищевая цепь — абстрактное понятие, позволяющее представить себе прохождение энергии через популяции, из которых складывается сообщество.

Плаزمид - кольцевая внехромосомная ДНК, способная к автономной репликации.

Планктон — мелкие взвешенные в воде растения (фитопланктон) и животные (зоопланктон).

Плейотропия - влияние одного гена на развитие двух или более признаков.

Плодовитость — скорость, с которой особь продуцирует потомков (обычно применительно к самкам).

Подвид. Популяция (или группа популяций), отличающаяся от других таких же популяций того же вида частотами генов, хромосомными перестройками или наследуемыми фенотипическими признаками. Между подвидами иногда наблюдается некоторая репродуктивная изоляция, недостаточная, однако, для того, чтобы считать их самостоятельными видами.

Пойкилотермные (холоднокровные) организмы — организмы, не способные регулировать температуру тела.

Полевая влагоемкость — количество воды, удерживаемое почвой против действия силы тяжести.

Полигенный признак - Признак, определяемый многими генами, каждый из которых оказывает лишь небольшое влияние на проявление этого признака.

Поликлиматическая теория — гипотеза, согласно которой сукцессия ведет к одному из ряда четко выраженных климаксных сообществ в зависимости от локальных условий среды.

Полимерия - такой тип взаимодействия, при котором на один признак влияет несколько разных, но сходно действующих неаллельных генов.

Полиморфизм - одновременное присутствие в популяции двух или более аллелей с частотой больше 0,01.

Полиморфность. Доля полиморфных локусов в популяции.

Полипептид. Последовательность аминокислот, связанных между собой ковалентными пептидными связями; белок.

Полиплоид. Клетка, ткань или организм с тремя или более полными хромосомными наборами.

Полиплоидия - увеличение числа хромосом, кратное гаплоидному набору.

Полифакторный признак - признак, обусловленный многими локусами.

Половые хромосомы. Хромосомы, участвующие в определении пола и различающиеся у представителей разных полов (ср. *Аутосомы*).

Полувиды. Популяции, различающиеся слишком сильно для того, чтобы считать их подвидами, но недостаточно сильно, чтобы рассматривать их как самостоятельные виды.

Пополнение — добавление новых особей к популяции за счет размножения или иммиграции.

Популяционная генетика - раздел генетики, изучающий генетическую структуру и генетические процессы, происходящие в популяциях.

Популяция - совокупность особей одного вида, обитающих на определенной территории и свободно скрещивающихся между собой

Пороговый признак - признак, распределение которого при расщеплении происходит прерывисто, но наследуется он полифакторно.

Потенциальная эвапотранспирация — количество влаги, которое могло бы выделиться путем эвапотранспирации при определенных температуре и влажности, если бы количество воды было оверхобильным.

Поток генов. Медленный обмен генами (односторонний или двусторонний) между популяциями, обусловленный распространением гамет или расселением особей из популяции в популяцию; синоним: *миграция*.

Почва — твердый субстрат наземных сообществ, образующийся в результате взаимодействия климатических и биологических факторов с подстилающей геологической породой.

Почвенный горизонт — ясно выраженная зона почвы, образующаяся на определенной глубине в результате выветривания и внесения в почву органических веществ.

Принцип конкурентного исключения — гипотеза, согласно которой два или несколько видов не могут сосуществовать за счет одного и того же ресурса, количество которого мало по сравнению с потребностью в нем.

Приспособленность. Репродуктивный вклад организма или генотипа в следующие поколения (ср. *Дарвиновская приспособленность*).

Провирус - двухцепочная последовательность ДНК, встроенная в хромосому эукариот и соответствующая геномной РНК ретровирусов.

Промотор - участок ДНК, ответственный за связывание РНК-полимеразы, инициирующей транскрипцию.

Процессинг - совокупность реакций, ведущих к превращению первичных продуктов транскрипции и трансляции в функционирующие молекулы.

ПЦР (полимеразная цепная реакция) – амплификация ДНК в условиях *in vitro* (в пробирке).

Прыгающие гены - последовательность ДНК, способная переносить себя в различные новые сайты локализации в пределах генома, например, транспозоны, инсерционные последовательности.

Прямая конкуренция — оттеснение особей от тех или иных ресурсов в результате агрессивного поведения других организмов или использования ими токсинов.

Пустошь — неплодородная земля с бедным растительным покровом, что связано с какими-либо физическими или химическими свойствами почвы.

Разнообразие — число видов в данном сообществе или в данной области. Разнообразие в данном местообитании называют а-разнообразием, а сумму всех видов, обитающих во всех местообитаниях в пределах данной области, называют Р-разнообразием.

Раса. См. Подвид.

Регуляторный ген. В широком смысле – любой ген, регулирующий или модифицирующий действие других генов. В узком смысле – ген, кодирующий аллостерический белок, который (самостоятельно или в сочетании с

корепрессором) регулирует генетическую транскрипцию структурных генов в опероне, связываясь с оператором (ср. *Ген-модификатор*, *Структурный ген*).

Расщепление - образование в потомстве гибридов особей с различными признаками.

Регрессия - частичный возврат потомства к среднему для популяции при отборе лучших и худших по количественным признакам родителей.

Резистентность - устойчивость организма к действию физических, химических и биологических агентов, вызывающих патологическое состояние.

Рекомбинантная ДНК - искусственно полученная молекула ДНК.

Рекомбинация. Образование новых сочетаний отдельных участков молекул ДНК (хромосом).

Рекон - минимальная часть гена, которая может быть обменена путем кроссинговера с другим гомологичным участком аллельного ему гена, находящегося в другой хромосоме.

Репарация – восстановление повреждённой структуры ДНК.

Репрессор - ген, подавляющий действие другого гена.

Репликон – часть молекулы ДНК, в которой осуществляется синтез новой ДНК в одноцепочечной форме.

Репликация - процесс самовоспроизведения нуклеиновых кислот, обеспечивающий точное воспроизведение генетической информации.

Репликационная вилка - точка, в которой цепи родительской двухцепочной ДНК расходятся для того, чтобы могла произойти репликация.

Репликационный глазок - область реплицирующейся ДНК внутри протяженного нереплицирующегося района.

Репродуктивная изоляция. Неспособность организмов скрещиваться друг с другом вследствие биологических различий между ними.

Репродуктивные изолирующие механизмы. Любые биологические особенности организма, препятствующие скрещиванию его с представителями других видов.

Рестрикция - процесс разрезания молекулы ДНК ферментами – рестриктирующими эндонуклеазами.

Ресурс — вещество или объект, необходимый организму для поддержания нормального существования, роста и размножения. Если количество данного ресурса мало по сравнению с потребностью в нем, то его называют ограничивающим ресурсом. Невозобновляемые ресурсы (например, пространство) существуют в фиксированных количествах и могут быть полностью использованы; возобновляемые ресурсы (например, пища) производятся со скоростью, которая может частично определяться их использованием.

Рецепторы - макромолекулярные структуры клеточной поверхности, с помощью которых клетки узнают антигены.

Рецессивность - отсутствие проявления одного из аллелей в гетерозиготе.

Рецессивный аллель. Аллель (или соответствующий признак), проявляющийся лишь в гомозиготном состоянии.

Рецессивный ген - ген, влияющий на развитие признака только в гомозиготном состоянии.

Рибонуклеиновая кислота (РНК). Полинуклеотид, содержащий в отличие от ДНК урацил вместо тимина и сахар рибозу вместо дезоксирибозы

Рибосома - органоид цитоплазмы, с участием которого происходит синтез белка в клетке.

РИМ. См. *Репродуктивные изолирующие механизмы.*

мРНК – матричная, информационная РНК (иРНК), кодирующая белки.

РНК – одноцепочечные полимерные молекулы нуклеиновых кислот, участвующие в процессах биосинтеза белка и выполняющие разные функции (мРНК, тРНК, рРНК).

Сайт – место, занятое точковой мутацией внутри цистрона, т.е. любая пара нуклеотидов в двухцепочечной молекуле ДНК

Сальгационное видообразование. См. *Квантовое видообразование.*

Самооплодотворение. Образование зиготы из мужских и женских гамет, продуцируемых одним и тем же организмом.

Сверхдоминирование. Явление, при котором какой-либо признак (обычно приспособленность) проявляется в гетерозиготе сильнее, чем в обеих гомозиготах.

Секвенирование – определение нуклеотидной последовательности ДНК

Сексдукция - перенос у бактерий фактором F генетического материала из одной клетки в другую

Селективное значение. См. *Адаптивное значение.*

Селективный сдвиг. При искусственном отборе разность между средними значениями признака у потомства отобранных родителей и в родительском поколении в целом.

Селекционный дифференциал. При искусственном отборе разность между средними значениями признака у особей, отбираемых в качестве родителей следующего поколения, и в целой популяции.

Серия — последовательный ряд стадий изменения сообщества в определенной области, ведущий к устойчивому состоянию. См. также *Сукцессия.*

Серповидноклеточная анемия. Наследственное заболевание человека, при котором в эритроцитах содержатся аномальные молекулы гемоглобина; обусловлена гомозиготностью по аллелю, кодирующему β -цепь гемоглобина.

Симпатрические популяции. Популяции или виды, обитающие по крайней мере частично на одной территории (ср. *Аллопатрические популяции*).

Синапсис - конъюгация двух пар сестринских хроматид гомологичных хромосом, происходящая во время мейоза; образующаяся структура называется бивалентом.

Синэкология — взаимоотношения организмов и популяций с биотическими факторами среды.

Системы групп крови - совокупность антигенов, контролируемых одним локусом.

Система скрещивания. Характер выбора брачного партнера в популяциях, размножающихся половым путем; принято различать случайное и ассортативное (предпочтительное) скрещивание.

Скорость накопления биомассы — отношение веса к годовой продукции (обычно применительно к растениям).

Случайная выборка. Выборка, организуемая таким образом, что каждая особь популяции или каждый ген в геноме обладает равной с другими вероятностью попасть в нее.

Случайное скрещивание. Случайный выбор брачного партнера по отношению к какому-то одному или нескольким признакам. Синоним: панмиксия (ср. *Ассортативное скрещивание*).

Случайный дрейф генов. Изменение частот генов в ряду поколений, происходящее в результате случайных флуктуаций.

Смещение признака — дивергенция в признаках двух в остальном сходных видов в области перекрывания их ареалов, вызванная селективными действиями конкуренции между этими видами в области перекрывания.

Соматические клетки. Все клетки тела, за исключением гамет и тех клеток, из которых развиваются гаметы.

Сообщество — ассоциация взаимодействующих популяций, обычно определяемая характером их взаимодействия или местом, где они живут.

Сплайсинг - процесс удаления интронов и объединения экзонов в мРНК.

Стабилизирующее скрещивание - скрещивание, восстанавливающее соотношение генотипов в популяции в соответствии с формулой Харди-Вайнберга.

Стресс - состояние организма, возникающее в ответ на воздействие сильных раздражителей или различных повреждающих факторов внешней среды.

Структурный ген - кодирует РНК или белок.

Субвитаальные гены - гены, вызывающие гибель менее 50% особей.

Субклимакс — одна из стадий сукцессии в серии, которая не смогла прийти до климатического климакса вследствие пожара, недостатка каких-либо веществ в почве, перевыпаса и других подобных факторов.

Сублетальные гены (полуплетальные) - гены, обуславливающие гибель 50-99% особей.

Сукцессия — последовательное замещение популяций в каком-либо местообитании путем закономерного продвижения к устойчивому состоянию.

Суперген. Участок ДНК, содержащий несколько тесно сцепленных генов, влияющих на один признак или на ряд взаимосвязанных признаков.

Сцепление. Мера независимости с которой аллели двух генов расходятся в разные клетки в мейозе или при скрещиваниях.

Сцепленность - свойство генов одной хромосомы наследоваться совместно; измеряется в процентах рекомбинации между локусами.

Сцепление с полом - способ наследования, характерный для генов, находящихся в половых хромосомах (обычно в X-хромосоме).

Сцепленность с полом. Сцепление генов, находящихся в половых хромосомах.

Талассемия - заболевание человека, вызванное отсутствием α - или β -глобина в его эритроцитах.

Теломера - естественный конец хромосомы.

Теория мозаичного климакса — гипотеза о том, что сукцессия завершается возникновением весьма разнообразных недискретных климаксных сообществ, характер которых зависит от локального климата, почвы, наклона местности, интенсивности выпаса и т. п.

Тератология - наука, изучающая уродства.

Терминатор - последовательность ДНК, находящаяся на конце транскрипта и ответственная за прекращение транскрипции.

Терминирующий кодон - один из трех триплетов УАГ, УАА или УГА, вызывающих терминацию синтеза белка; их также называют бессмысленными кодонами.

Термоклина — слой воды, в пределах которого происходит быстрое изменение температуры и переход от теплового верхнего слоя (эпилимнион) к холодному нижнему (ги-полимнион).

Тотипотентность - способность любой соматической клетки дать начало новому организму.

Точка начала репликации (ori) - последовательность ДНК, в которой происходит инициация репликации.

Точковые мутации - изменение одной пары оснований.

Трансгенез - экспериментальный перенос генов, выделенных из определенного генома или искусственно синтезированных, в другой геном.

Трансдукция - перенос генов из одной бактериальной клетки в другую при помощи бактериофага.

Транскрипция - процесс синтеза РНК на ДНК-матрице.

Транслокация - перемещение гена или участка хромосомы из одного локуса в другой.

Трансляция - процесс синтеза белка на матричной мРНК.

Трансмиссибельная геномная нестабильность (transmissible genomic instability) (или НСГ клеток полового пути, или «половая» НСГ-индуцирование (и/или передачи) состояния НСГ в ряду клеточных генераций или поколений на организменном уровне, от родителей к потомкам, т.е. из генома родительских гамет в соматические клетки организма потомков).

Трансплантация эмбрионов - метод ускоренного воспроизводства высокопродуктивных животных (доноров) путем получения и пересадки эмбрионов менее ценным животным (реципиентам).

Транспирация — испарение воды листьями и другими частями растения.

Транспозон - последовательность ДНК, способная реплицироваться и внедрять одну из копий в новое место генома.

Трансформация бактериальных клеток - приобретение нового генетического маркера в результате включения экзогенной ДНК.

Трансформация эукариотических клеток - переход в состояние неконтролируемого роста; имеет много общего или совпадает с опухолевым перерождением клеток.

Триплет - набор трех нуклеотидов (синоним кодона).

Трисомия – наличие добавочной хромосомы в кариотипе диплоидного организма.

Трофическая структура — организация сообщества, основанная на пищевых взаимоотношениях популяций.

Трофический уровень — положение в трофической цепи, определяемое числом этапов передачи энергии.

Удельная теплоемкость — количество энергии, которое необходимо сообщить 1 г какого-либо вещества, чтобы изменить его температуру на 1 °С. По определению, для того чтобы повысить температуру 1 г воды на 1 °С, требуется 1 кал энергии.

Упаковочный коэффициент - отношение длины ДНК к длине структуры, которая ее содержит.

Усилители транскрипции (enhancer) - участки ДНК (50-100 п.о.), усиливающие транскрипцию с ряда эукариотических промоторов, находящихся по отношению к ним в **цис**-положении, эти элементы оказывают свое действие независимо от того, с какой стороны промотора они располагаются.

Условно летальные мутации - вызывают гибель клетки или вируса только в определенных (непермиссивных) условиях, но не проявляют своего летального действия в других условиях.

Устойчивость — внутренне присущая системе способность противостоять изменениям.

Участки сплайсинга - последовательности, непосредственно окружающие границы между экзонами и интронами.

Фаг (бактериофаг) - бактериальный вирус.

Факторы инициации (IF) - белки, которые специфически связываются с малой субчастицей рибосомы на стадии инициации белкового синтеза.

Факторы элонгации - белки, циклично ассоциирующие с рибосомой в соответствии с включением каждой новой аминокислоты в полипептидную цепь.

Фактор-F - фактор фертильности – эписома, контролирующая способность бактерий к конъюгации.

Факторы-R - эписомы, обеспечивающие устойчивость бактерий к лекарственным препаратам.

Фармакогенетика - раздел медицинской или ветеринарной генетики, изучающий наследственно обусловленные реакции человека и животных на лекарственные препараты.

Феногруппа - совокупность антигенов, которые наследуются как единое целое.

Фенокопия - изменение признака под влиянием внешних факторов, ведущее к копированию признаков, обусловленного генотипом.

Фенотип. Совокупность всех доступных наблюдению признаков организма, возникающих в результате взаимодействия между генотипом и окружающими условиями, в которых происходит развитие организма.

Фенотипическая вариация (дисперсия). Дисперсия частоты распределения особей по какому-либо признаку или совокупности признаков (ср. *Генетическая вариация*).

Ферменты рестрикции - узнают определенные короткие последовательности в ДНК и расщепляют ее иногда в месте связывания, а иногда в каком-либо другом месте (это зависит от типа фермента).

Фиксация азота — биологическая ассимиляция атмосферного азота с образованием азотсодержащих соединений.

Филогенез - история развития вида.

Флуоресценция – специфическое свечение, возникающее в результате применения специфических флуоресцентных красителей.

Фитопланктон — См. *Планктон*.

Фотосинтез — *использование световой энергии для образования простых Сахаров из двуокиси углерода и воды.*

Фрагменты Оказаки - короткие фрагменты ДНК длиной несколько тысяч (бактерии) или несколько сотен (эукариоты) нуклеотидов образуется в результате прерывистой репликации; впоследствии ковалентно соединяются в непрерывную цепь.

Функциональная реакция — изменение скорости использования жертвы отдельной особью хищника в ответ на изменение плотности жертвы. См. также *Количественная реакция*.

Хиазма - петля, образуемая хромосомами при конъюгации хромосом в период редукционного деления.

Химеры - растения или животные со смешанными тканями двух организмов.

Хроматиды - хромосомные копии, образующиеся при репликации.

Хромомера - интенсивно окрашиваемая гранула; ее можно различить как составную часть хромосомы при определенных условиях (особенно на ранних стадиях мейоза).

Хромосомы - Нитевидная структура в ядре клетки, содержащая гены, расположенные в линейной последовательности; молекула ДНК, представляющая весь геном прокариотических клеток; молекула ДНК в комплексе с гистонами и другими белками в эукариотических клетках.

Хромосомная мутация (перестройка). Изменение структуры или числа хромосом в наборе.

Хромосомный набор. Совокупность всех хромосом в ядре нормальной гаметы или зиготы. Каждый тип хромосом может быть представлен в одном экземпляре (моноплоидный или гаплоидный набор) или в большом числе экземпляров (полиплоидный набор).

Хромосомная нехватка - потеря в результате мутации конца хромосомы.

Хромосомный полиморфизм. Популяционный полиморфизм по хромосомным перестройкам.

Центровая теория гена - теория о том, что ген состоит из отдельных функциональных участков – центров, которые могут независимо изменяться при мутациях.

Центромера - область хромосомы, в которую входит участок прикрепления к митотическому или мейотическому веретену.

Цианобактерии - группа фототрофных прокариотических организмов (традиционное название – синезеленые водоросли).

Циклический климакс — устойчивая циклическая последовательность сообществ, ни одно из которых само по себе не является устойчивым.

Циклы таксонов — циклы расширения и сокращения географического ареала и плотности популяции данного вида или более высокой таксономической категории.

Цитогенетика - раздел генетики, изучающий строение клетки и ее органоидов и изменение их при возникновении мутаций.

Цистрон - генетическая единица, выявляемая путем комплементационного теста; эквивалентна гену и означает единицу ДНК, кодирующую белок.

Цитоплазматическое наследование - характерно для признаков, определяемых митохондриальными генами, и генами, локализованными в хлоропластах.

Частотно-зависимый отбор. Естественный отбор, направление и (или) интенсивность которого зависит от частоты генотипов или фенотипов в популяции.

Числовые мутации - изменение числа хромосом в кариотипе.

Чистая продукция — общее количество энергии или питательных веществ, накапливаемых организмом в результате роста и размножения; общая продукция минус дыхание.

Чистая скорость размножения — ожидаемое число потомков, которое самки могут произвести в среднем за всю свою жизнь.

Чистые линии - организмы, гомозиготные по изучаемым признакам.

Эвапотранспирация — суммарное количество влаги, выделяемой растениями в результате транспирации и испаряемой с поверхностей воды и почвы.

Эволюция - процесс исторического развития живой природы на основе изменчивости, наследственности и отбора.

Эвтрофикация — обогащение водоемов питательными веществами, часто вызываемое спусканием в них сточных вод и поверхностным стоком с удобряемых полей.

Эвтрофный водоем — водоем с обильным содержанием питательных веществ и высокой продуктивностью.

Эвфотическая зона — верхние слои водоема, в которые проникает достаточное количество света, чтобы процессы фотосинтеза превышали или уравнивали процессы дыхания. См. также *Компенсационная точка*.

Экзон - любой отдельный фрагмент прерывистого гена, который сохраняется в зрелой РНК.

Экзонуклеазы - ферменты, последовательно отщепляющие нуклеотиды с концов полинуклеотидной цепи; могут быть специфичными в отношении 5¹ – или 3¹ – концов ДНК или РНК.

Экоклина — географический градиент структуры растительности, связанный с одним или несколькими изменяющимися факторами среды.

Экологическая эффективность — доля энергии (выражаемая в процентах) в биомассе, продуцируемой на одном трофическом уровне, которая включается в биомассу, продуцируемую следующим, высшим, трофическим уровнем.

Экологическое высвобождение — расширение использования местообитаний и ресурсов популяциями в областях с низким разнообразием видов и вытекающей из него пониженной межвидовой конкуренцией.

Эколого-ветеринарная генетика – раздел ветеринарной генетики, изучающий влияние различных экологических факторов на наследственность животных, устойчивость к заболеваниям, сопряжённую эволюцию макро- и

микроорганизмов, генетическую обусловленность накапливать или выводить из организма вредные вещества, генетически детерминированные реакции животных на лекарственные препараты.

Экосистема — вся совокупность взаимодействующих факторов физического и биологического мира определенного участка биосферы.

Экотип — генетически дифференцированная субпопуляция, ограниченная определенным местообитанием.

Экотон — местообитание, возникающее на стыке четко различающихся местообитаний; краевое местообитание, зона перехода между местообитаниями разного типа.

Экспрессивность - влияние данного аллеля на степень выраженности признака.

Экспрессия гена – активизация транскрипции гена, в процессе которой на ДНК образуется мРНК.

Электрофорез фрагментов ДНК – процесс, обеспечивающий разделение фрагментов ДНК на поверхности геля. Фрагменты движутся в геле, помещённом в постоянное электрическое поле, от отрицательного полюса к положительному в зависимости от размеров (чем больше относительная молекулярная масса фрагмента, тем медленнее он движется).

Электрофорез. Метод разделения молекул, основанный на их разной подвижности в электрическом поле.

Электроморфы. Аллоферменты, выявляемые с помощью электрофореза.

Эмбриогенетическая инженерия - активная перестройка генома животных путем вмешательства в их развитие на самых ранних стадиях онтогенеза.

Эндонуклеазы - ферменты, расщепляющие связи полинуклеотидной цепи нуклеиновых кислот; могут быть специфичны в отношении РНК одноцепочных или двухцепочных ДНК.

Энзимы – ферменты, вещества белковой природы, участвующие в биохимических реакциях.

Эпигенез – сумма всех взаимодействий между генами и средой, их функционирования, проявляющихся в процессе онтогенеза и в ряду дифференцированных клеток

Эпигенетическая изменчивость – наследуемое, но обратимое функциональное состояние гена не сопровождающееся изменением его нуклеотидной последовательности

Эпигенотип – генотип, развившийся в процессе контакта с внешней средой, т.е. фенотип как продукт взаимодействия конкретного генотипа с внешней средой при формировании каждого признака в рамках его нормы реакции

Эпилимнион — теплые, богатые кислородом поверхностные слои озера или другого водоема.

Эписома - плазида, способная интегрировать в бактериальную ДНК.

Эпистаз - тип взаимодействия, при котором один ген подавляется другим, неаллельным геном.

Эухроматин - представляет собой весь генетический материал интерфазного ядра, за исключением гетерохроматина.

Эффект основателя. Генетический дрейф, обусловленный тем, что исходно популяция состоит из очень небольшого числа особей.

Эффективность ассимиляции — доля потребленной организмом энергии (выражаемая в процентах).

Эффективность пищевой цепи — см. *Экологическая эффективность*.

Эффективная численность популяции. Число *размножающихся* особей в популяции.

Эффективность транспирации — отношение чистой первичной продукции к транспирации воды растением, обычно выражаемое в граммах на 1 кг воды.

Эффективность фотосинтеза — доля световой энергии, ассимилированная растениями; расчет основан либо на чистой продукции

(чистая эффективность фотосинтеза), либо на общей продукции (общая эффективность фотосинтеза).

Эффективность чистой продукции — относительная доля (выражаемая в процентах) потребленной пищи, использованной организмом на рост и размножение.

Эффект положения - влияние положения гена в хромосоме на его действие.

Эффективность эксплуатации — относительная доля (выражаемая в процентах) потенциальной жертвы или кормовых растений, поглощаемых хищниками и растительноядными животными.

Ядерный матрикс - сплетение фибрилл, окружающих и пронизывающих ядро.

Ядро – жизненно важный органоид клеток эукариот, содержащий ДНК.

Ядрышко - обособленная область ядра, образуемая при транскрипции генов рРНК.

Яйцевой фолликул - небольшой мешочек из клеток в яичнике млекопитающих, внутри которого находится созревающее яйцо.

Яйцеклетка - женская репродуктивная клетка, из которой после оплодотворения ее сперматозоидом развивается новая особь того же вида.

Рекомендуемая литература:

а) основная литература

1. Сазанов, А. А. Генетика [Электронный ресурс] : учеб. рос. / А. А. Сазанов. - СПб.: ЛГУ им. А. С. Пушкина, 2011. - 264 с. - Режим доступа: <http://www.znaniium.com/>.
2. Применение молекулярных методов исследования в генетике: Учебное пособие / Л.Н. Нефедова. - М.: НИЦ Инфра-М, 2012. - 104 с. - Режим доступа: <http://www.znaniium.com/>.

б) дополнительная литература

1. Себежко О.И. Экологическая генетика /О.И. Себежко, В.Л. Петухов, О.С. Короткевич, В.А. Соколов, В.А. Драгавцев // Новосибирск: НГАУ, 2011 - 637 с.
2. Алтухов Ю.П. Природоохранная генетика//Экология в России на рубеже XXI века (наземные экосистемы). – М.: Научный мир,1999.-С.9-27.
3. Бакай А.В. Практикум по генетике: учеб. пособие / А.В. Бакай. - М. : Колос, 2010 - 301 с.
4. Безлепкин В.Г. Индуцированная нестабильность генома половых клеток животных по мини- и микросателлитным последовательностям// В.Г. Безлепкин, А.И.Газиев. – Радиационная биология. Радиоэкология. -2001. - Т.41, №5. -С.475-488.
5. Биоиндикация радиоактивных загрязнений. -М.: Наука, 1999. -384 с.
6. Бобкова М.Р. Лекарственная устойчивость ВИЧ и лабораторные методы её определения (лекция)// Клин. лаб. диагностика. -2002.-№1.-С.25-34.
7. Бочков Н.П. Клиническая генетика. – М., ГЭОТАР-МЕД, 2001 – 288с.
8. Бычковская И.Б. Особые долговременные изменения клеток при воздействии радиации в малых дозах// И.Б. Бычковская, Р.Л. Степанов, Р.Ф. Федорцева. - Радиационная биология. Радиоэкология. -2002. -Т.42, №1. -С.20-35.

9. Васильева Л.А. Введение в генетику количественных признаков животных: учеб.-метод. пособие / Л.А. Васильева - Новосибирск : НГУ, 2008. - 75 с.
10. Гвоздев В.А. Подвижная ДНК эукариот. Часть 1. Структура, механизмы перемещения и роль подвижных элементов в поддержании целостности хромосом. – Соросовский образовательный журнал, 1998, № 8, с. 8-14; 15-21.
11. Гвоздев В.А. Регуляция активности генов, обусловленная химической модификацией (метилованием) ДНК. – Соросовский образовательный журнал, 1999, N.10, с. 11-17.
12. Долгих Д.А., Кирпичников М.П., Птицын О.Б., Федоров А.Н., Финкельштейн А.В. Черемис В.В. Белок de novo с заданной пространственной структурой: новые подходы к конструированию и анализу. – Молекулярная биология, 1992, т. 26, № 6, с. 1242-1250.
13. Дымшиц Г.М. Сюрпризы митохондриального генома. – Природа, 2002, N 6, с.54-61.
14. Жимулёв И.Ф. Общая и молекулярная генетика: учеб пособие / И.Ф. Жимулёв. - Новосибирск : Изд-во НГУ, 2002, 2003. - 458 с.
15. Заяц Р.Г. Общая и медицинская генетика. Лекции и задачи/ Р.Г. Заяц, В.Э. Бутвиловская, И.В. Рачковская, В.В. Давыдов. - Ростов-на Дону: Феникс, 2002.-320с. («Учебники, учебные пособия»).
16. Зеленин А.В. Генная терапия на границе третьего тысячелетия. – Вестник Российской академии наук, 2001, т. 71, №5, 387-395.
17. Карташев А.Г. Биоиндикация экологического состояния окружающей среды. -Томск: Водолей, 1999.-192 с.
18. Корзинников Ю.С. Основы экологической генетики: учеб. пособие / Ю.С. Корзинников, Н.Н. Шипилин.- Новосибирск : НГАУ, 2010 - 286 с.
19. Кольман Я., Рем К.Г. Наглядная биохимия. – М.: Мир, 2000. – 469 с.

20. Кочнева М.Л. Мониторинг популяций сельскохозяйственных животных в разных экологических условиях/: автореф. дис....д-ра биол.наук.- Новосибирск, 2005. - 41 с.
21. Лягинская А.М. Тератогенные эффекты инкорпорированных радионуклидов// А.М.Лягинская, В.А. Осипов.- Радиационная биология. Радиоэкология. -2002. -Т.42, №5. -С.92-99.
22. Молекулярно-биологические технологии в медицинской практике/ под ред. А.Б. Масленникова. Новосибирск: Альфа Виста, 2002. -Вып.2. -200 с.
23. Молекулярно-биологические технологии в медицинской практике/ Под ред.А.Б. Масленникова. -Новосибирск: Альфа Виста, 2003. -Вып.3. -188 с.
24. Незавитин А.Г. Проблемы сельскохозяйственной экологии/А.Г. Незавитин, В.Л. Петухов, А.Н. Власенко и др. -Новосибирск: Наука. СиФ РАН, 2000. -255 с.
25. Нефёдов И.Ю. Актуальные аспекты проблемы генетических последствий облучения млекопитающих// И.Ю. Нефёдов, И.Ю. Нефёдова, Ф.Г. Палыга. Радиационная биология. Радиоэкология. -2000. -Т.40, №4. - С.358-372.
26. Никоноров А.М. Экология / А.М. Никоноров, Т.А. Хоружая.- М.: ПРИОР, 2000.-304 с.
27. Остерман Л.А. Хроматография белков и нуклеиновых кислот. – М.: Наука, 1985. – 536 с.
28. Остерман Л.А. Методы исследования белков и нуклеиновых кислот. Электрофорез и ультрацентрифугирование. – М.: Наука, 1981. – 288 с.
29. Пальцев М.А. Молекулярная медицина и прогресс фундаментальных наук. – Вестник Российской академии наук, 2002, т. 72, № 1, с. 13-21.
30. Петухов В.Л. и др. Генетика: учебник / В.Л. Петухов, О.С. Короткевич, С.Ж. Стамбеков и др.- Новосибирск: СемГПИ, 2007. – 628 с.
31. Петухов В.Л. Ветеринарная генетика/В.Л. Петухов, А.И. Жигачёв, Г.А. Назарова. -2-е изд.. перераб. и доп. -М.: Колос, 1996. -384 с.

32. Панов Б.Л. Проблемы селекции сельскохозяйственных животных/Б.Л. Панов, В.Л. Петухов и др. - Новосибирск: Наука. Сиб. предпр. РАН, 1997. -283 с.
33. Рогаев Е.И., Боринская С.А. Гены и поведение. – Химия и жизнь, 2000, №3, 20-25.
34. Свердлов Е.Д. Френсис Крик в его прогнозе на 2000 год был почти абсолютно прав. – Биоорганическая химия, 2000, т. 26. № 10, с.761-766.
35. Себежко О.И. Эколого-ветеринарная генетика / О.И. Себежко, В.Л. Петухов. - Новосибирск: НГАУ, 2006. - 197 с.
36. Сельскохозяйственная экология/Н.А. Уразаев, А.А. Вакулин, А.В. Никитин и др. - М.: Колос, 2000. -304с.
37. Скулачев В.П. Старение организма – частный случай фенотоза. – Соросовский образовательный журнал, 2001, N 10, с. 7-11.
38. Сойфер В.Н. Международный проект "Геном человека". – Соросовский образовательный журнал, 1998, N 12, с.4-11.
39. Тепляков Б.И. Экологическая генетика: метод указ к практич. занятиям / Б.И. Тепляков. - Новосибирск : НГАУ, 2003. - 41 с.
40. Тарантул В.З. Геном человека. – М. Языки славянской культуры, 2003, - 400 с.
41. Цитогенетический контроль племенных животных: Метод. рекомендации/Новосиб. с.-х. ин-т; сост.: Парамонов Е.В., Петухов В.Л., Горбунов А.М. и др. -Новосибирск, 1989.
42. Чухловин А.Б. Генодиагностика возбудителей инфекционных заболеваний и поиск специфических «генов риска»: (лекция) // А.Б. Чухловин, А.А. Тотолян Клин. лаб. диагностика. -2005.-№7.-С.21-38.
43. Щелкунов С.А. Генетическая инженерия. Новосибирск: Изд. Сибирское университетское издательство, 2004. – 496 с.
44. Экология. охрана природы, экологическая безопасность. учеб. пособие для системы проф. переподготовки и повышения квалификации госслужащих, руководителей и специалистов пром. Предпр. и

организаций под общей ред. проф. А.Т. Никитина. - М.: Изд-во МНЭПУ, 2000. -648 с.

- 45.Юркин А.Ю. Методические особенности анализа микроядер в клетках человека и животных при экологической оценке состояния окружающей среды/: автореф. дис....канд. мед. наук. - Томск, 2002. - 22 с.
- 38.Benner S.A., Trabesinger N., Schreiber D. Post-genomic science: Converting primary structure into physiological function. – Adv. Enzyme Regul., 1998, 38, p.155-180.
39. Transgenic Animals. – Harwood Academic Publishers, 1997.
40. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/mapview>
41. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?db=OMIM>
42. <http://www.ecolgenet.ru>
43. <http://www.pereplet.ru> Соросовский образовательный >489.html

Содержание

	Стр.
Введение	3
Краткое содержание изучаемых тем по дисциплине «Молекулярная генетика»	5
Тесты по дисциплине «Молекулярная генетика»	41
Список вопросов для подготовки к зачету	71
Словарь терминов	74
Рекомендуемая литература	113

Составитель

Себежко Ольга Игоревна

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ГЕНЕТИКА

Учебное пособие

В авторской редакции

Компьютерная вёрстка О.И. Себежко

Формат 60x84 1/16.6,6 уч-изд. л.

6,9 усл. печ. л.