

Т.А. Алаторцева

**ГЕНОМЫ ПРО- и ЭУКАРИОТ.
РЕГУЛЯЦИЯ ЭКСПРЕССИИ ГЕНОВ.
ГЛАВЫ МОЛЕКУЛЯРНОЙ ГЕНЕТИКИ В СХЕМАХ,
РИСУНКАХ И ВОПРОСАХ**

САРАТОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНА НЕКТОРА ПЕРВЫШЕВСКОГО

Саратовский национальный исследовательский государственный университет
имени Н. Г. Чернышевского

Т.А. Алаторцева

**ГЕНОМЫ ПРО- и ЭУКАРИОТ.
РЕГУЛЯЦИЯ ЭКСПРЕССИИ ГЕНОВ.
ГЛАВЫ МОЛЕКУЛЯРНОЙ ГЕНЕТИКИ В СХЕМАХ,
РИСУНКАХ И ВОПРОСАХ**

*Учебно-методическое пособие
для студентов биологического факультета*

Саратов
2017

Алаторцева Т.А.

Геномы про- и эукариот. Регуляция экспрессии генов. Главы молекулярной генетики в схемах, рисунках и вопросах: Учеб.-метод. пособие. Саратов, 2017. 57с.

Цель серии пособий «Главы молекулярной генетики в схемах, рисунках и вопросах» – с помощью иллюстраций объяснить сложную организацию наследственного аппарата и суть генетических процессов, происходящих на молекулярном уровне. Данное пособие посвящено структуре и функционированию геномов про- и эукариот. Наряду с наглядным материалом, в него включены также тестовые задания для самоконтроля знаний и список рекомендуемой литературы по изучаемым темам.

Предназначено для студентов, обучающихся по направлениям подготовки бакалавриата 06.03.01 Биология и 44.03.01 Педагогическое образование» (профиль «Биология»).

Печатается по решению ученого совета
биологического факультета Саратовского государственного университета

Рекомендуют к печати:

Кафедра генетики Саратовского государственного университета

ВВЕДЕНИЕ

Молекулярная генетика – одна из наиболее стремительно развивающихся областей биологии, изучающая структуру и функционирование генетического аппарата клетки на молекулярном уровне. Методы молекулярной генетики находят широкое применение в фармакологической промышленности, медицине, криминалистике, селекции и биотехнологии. Без знания молекулярных основ генетических процессов невозможно правильное понимание механизмов клеточной дифференциации, онтогенеза и эволюции. Это один из самых сложных разделов генетики и молекулярной биологии. Большую помощь при изучении такой сложной дисциплины, как молекулярная генетика может оказать иллюстративный материал. Схемы и рисунки помогают лучше понять организацию наследственного аппарата и суть генетических процессов, происходящих на молекулярном уровне. В связи с этим в серию пособий «Главы молекулярной генетики в схемах, рисунках и вопросах» собраны иллюстрации как из учебной, так и научной отечественной и зарубежной литературы. В пособиях также представлены тестовые задания для самоконтроля знаний и список рекомендуемой литературы по изучаемым темам. Данный выпуск посвящен структуре и функционированию геномов про- и эукариот.

Серия пособий «Главы молекулярной генетики в схемах, рисунках и вопросах» предназначена для студентов, обучающихся по направлениям подготовки бакалавриата 06.03.01 Биология и 44.03.01 Педагогическое образование» (профиль «Биология»).

Тема 1. ГЕНОМ ПРОКАРИОТ. РЕГУЛЯЦИЯ ГЕННОЙ ЭКСПРЕССИИ

Вопросы к семинару

1. Нуклеоидная ДНК эубактерий.



Рис.1.1. Компактизация ДНК нуклеоида у *Escherichia coli* (Рис, Стернберг, 2002)

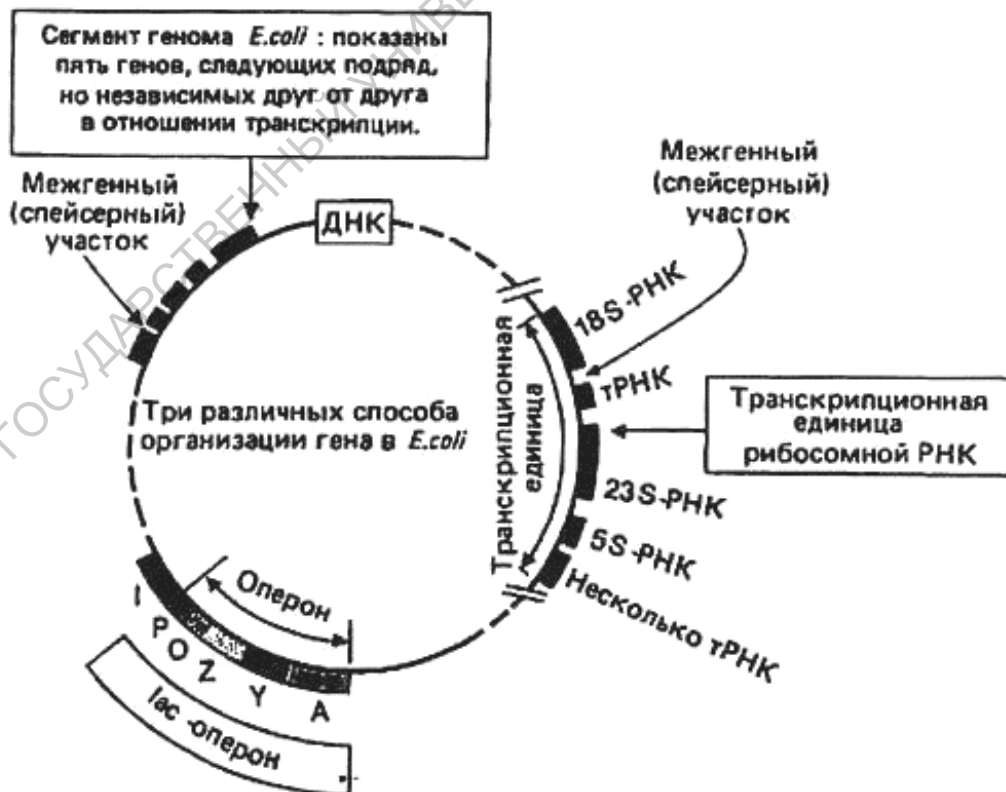


Рис.1.2. Организация генов в хромосоме *E.coli* (Рис, Стернберг, 2002)

2. Биологическая роль регуляции генетической экспрессии.

3. Регуляция на уровне транскрипции. Способы регуляции содержания РНК в прокариотической клетке.

4. Типы регуляторных элементов. Регуляторные белки, эффекторы, регуляторные последовательности.

5. Типы систем, контролирующих транскрипцию. Негативный и позитивный типы контроля.

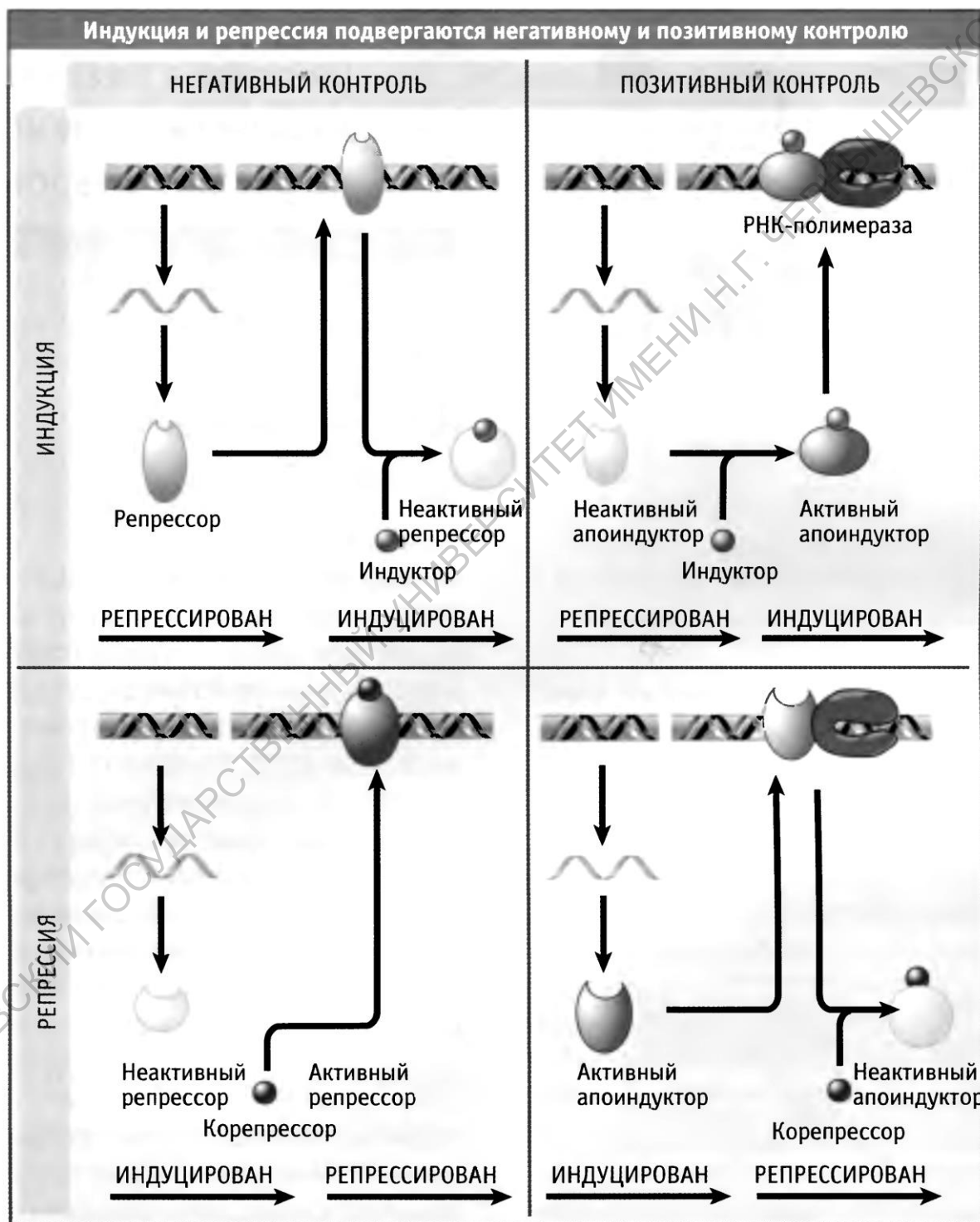


Рис.1.3. Контролирующие системы, предназначенные для осуществления негативного или позитивного контроля индукции или репрессии (Льюин, 2012)

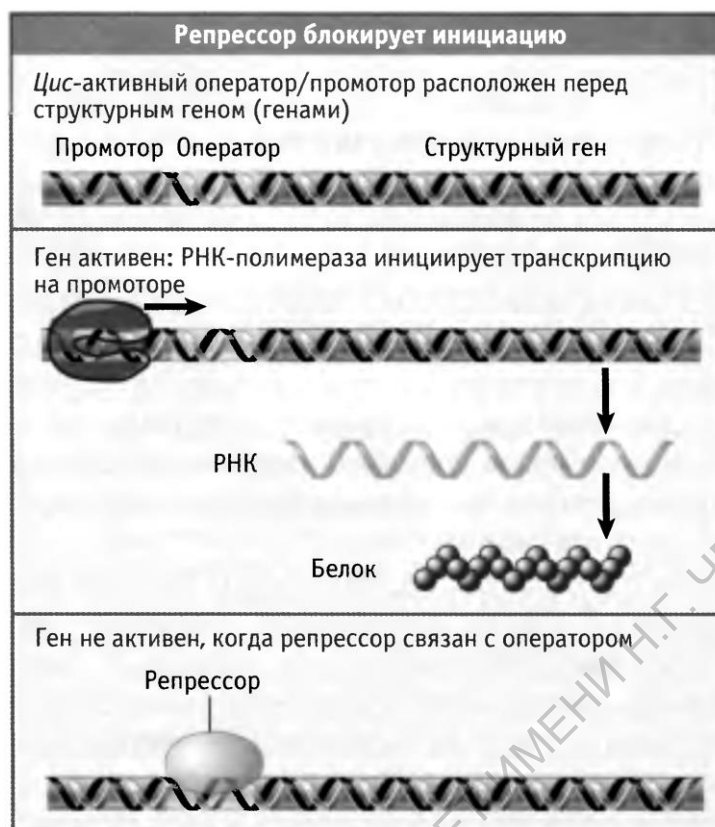


Рис. 1.4. При негативной регуляции транс-активный репрессор связывается цис-активным оператором и выключает транскрипцию (Льюин, 2012)

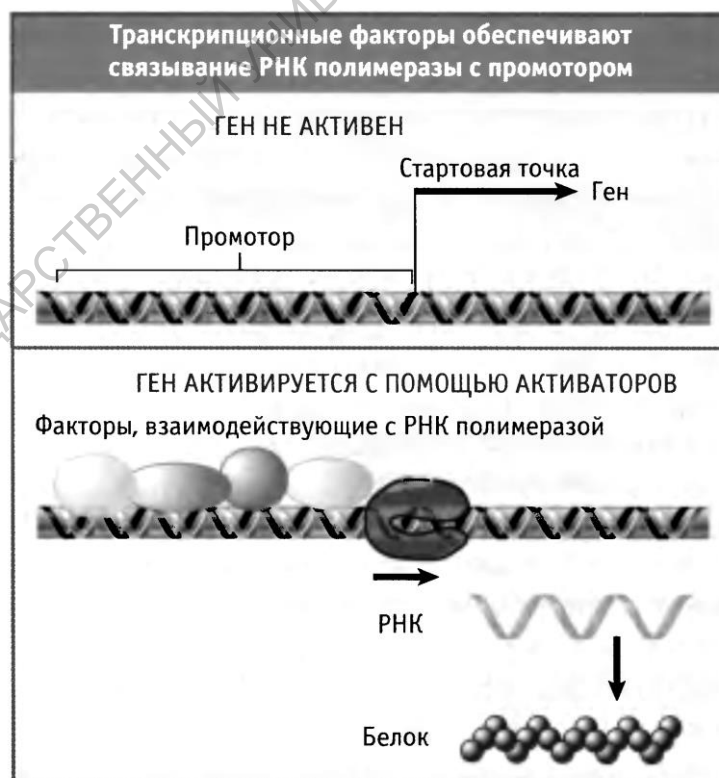


Рис. 1.5. При позитивной регуляции транс-активные факторы, связываясь с цис-активными сайтами, способствуют инициации транскрипции на промоторе (Льюин, 2012)

6. Индуцибельный и репрессибельный опероны, основные отличия.
 7. Индуцибельная система метаболизма лактозы у *E.coli*. Структура *lac*-оперона

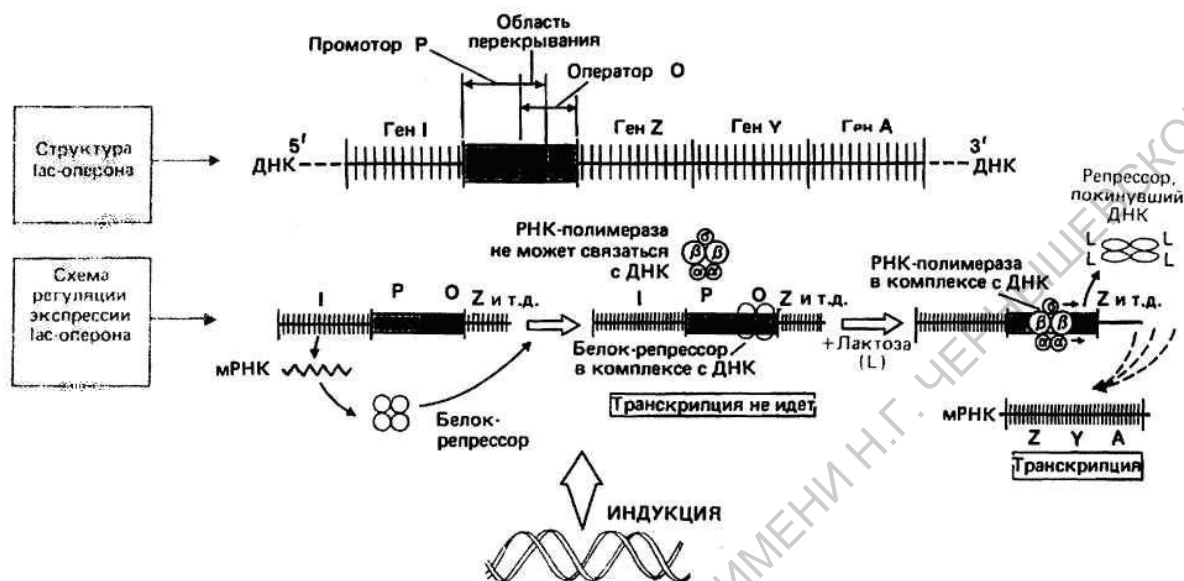


Рис. 1.6. Структура *lac* - оперона (Рис, Стернберг, 2002)

8. Лактозный оперон – модель негативного контроля экспрессии структурных генов. Белок-репрессор, его роль в контроле экспрессии структурных генов.

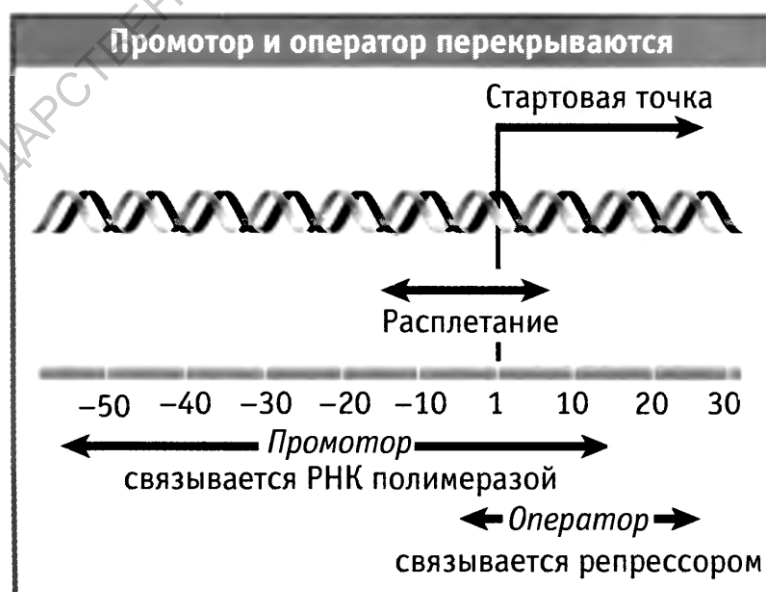


Рис. 1.7. Репрессор и РНК-полимераза связываются с сайтами *lac*-оперона, перекрывающимися в районе стартовой точки транскрипции (Льюн, 2012)

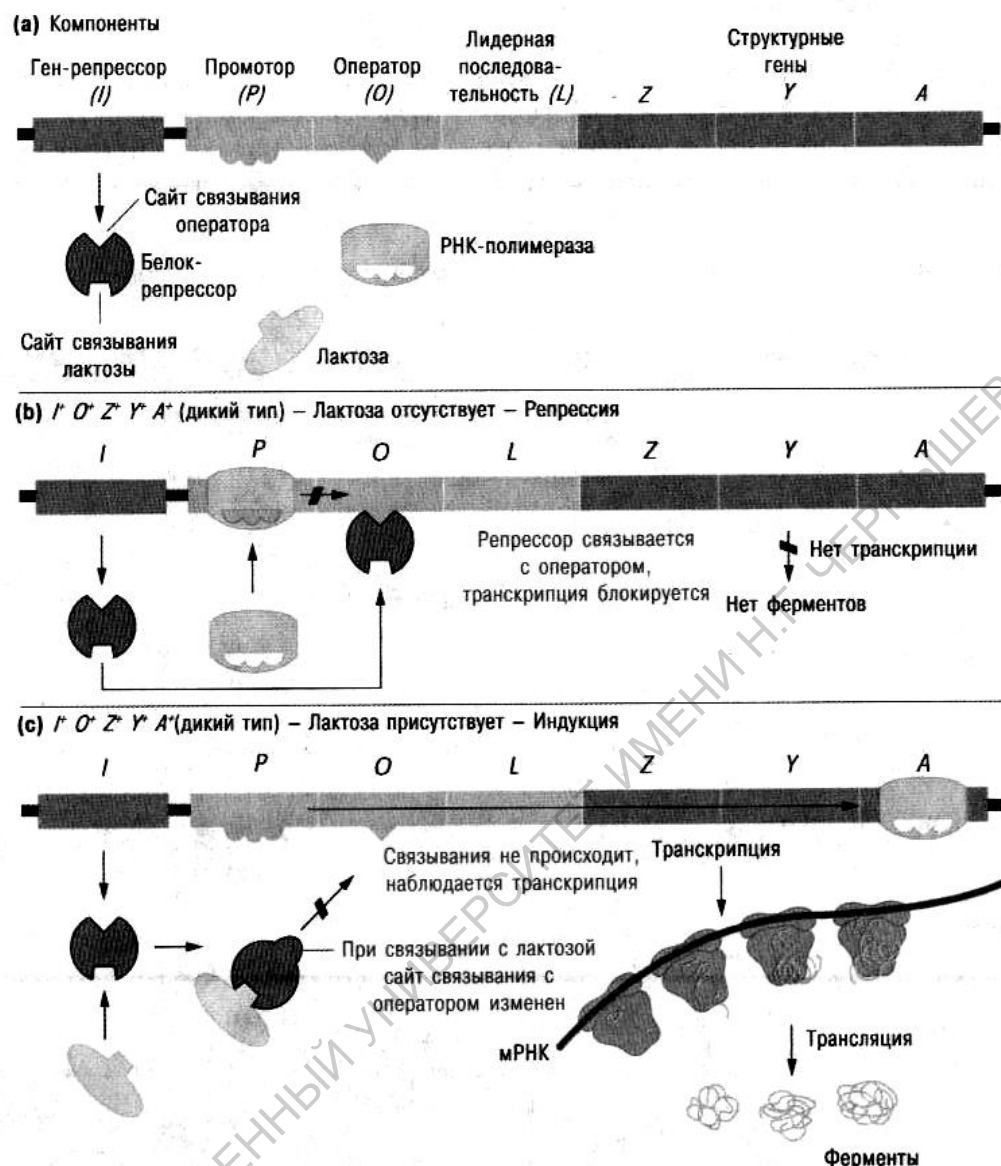


Рис.1.8. Компоненты *lac*-оперона дикого типа и ответ на присутствие и отсутствие лактозы (Клаг, Каммингс, 2009)

9. Контакты в промоторе. Роль циклического АМФ (сАМФ) и белка БАК (CAP) в инициации и репрессии транскрипции.

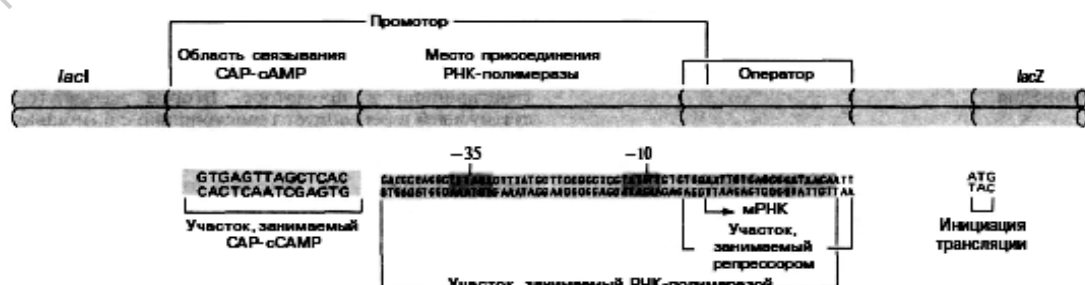


Рис. 1.9. Нуклеотидные последовательности, принимающие участие в регуляции экспрессии *lac*-оперона: область связывания с репрессором, -10- и -35-участки промотора и область связывания с комплексом CAP-сАМФ (Сингер, Берг, 1998)

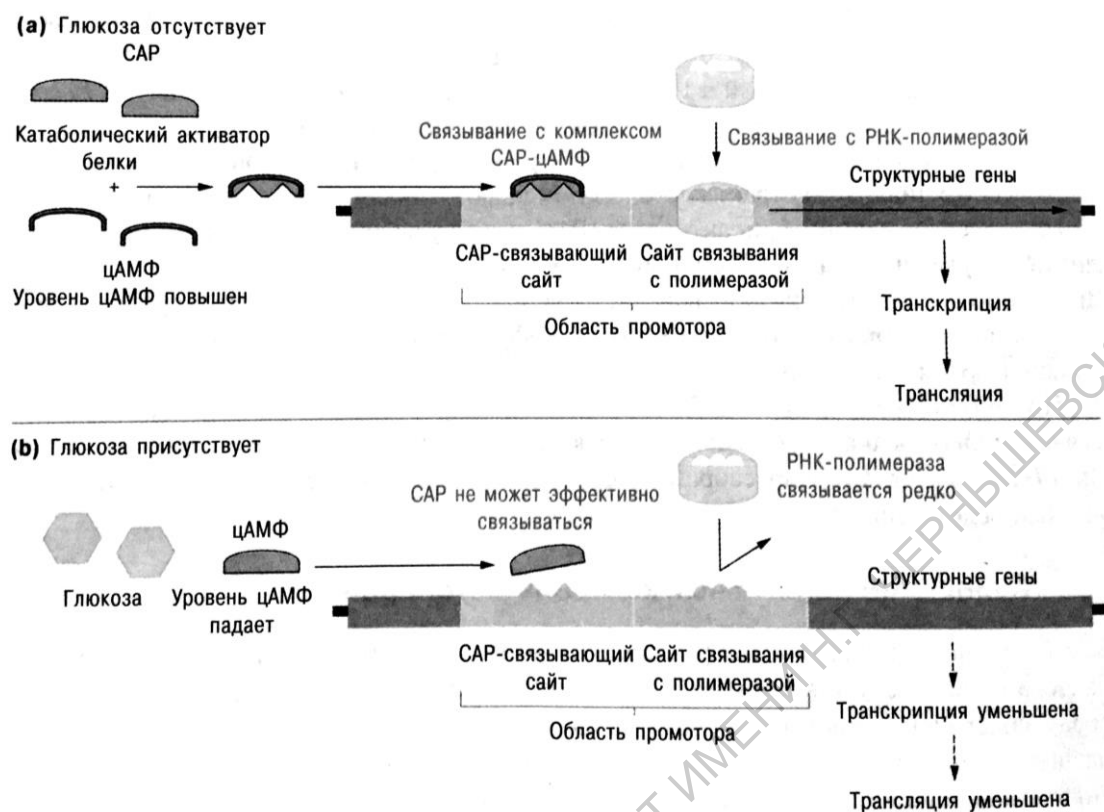


Рис. 1.10. Катаболическая репрессия: (а) – в отсутствие глюкозы формируется комплекс CAP-сАМР, который связывается с промотором и стимулирует транскрипцию; (б) – в присутствии глюкозы уровень комплексы CAP-сАМР не образуются, транскрипция не стимулируется (Клаг, Каммингс, 2009)

10. Влияние мутаций на выражение лактозного оперона.

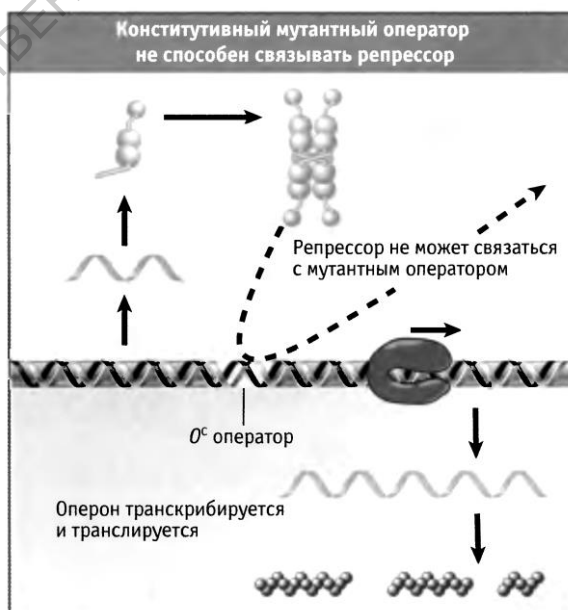
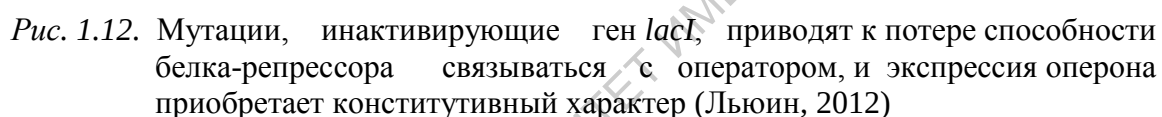


Рис.1.11. Конститутивные мутации в операторе блокируют его связывание с оператором, обеспечивая доступ РНК-полимеразы к промотору. Мутации O^c влияют только на смежные с местом мутации структурные гены и потому относятся к цис-активным (Льюин, 2012)



Хоризмовая кислота → Антралин-овая кислота → Фосфорбозил-антралилат → КДРФ → Индол-глицерол-Р → Триптофан

Антралилат-синтаза (60 000) Индол-глицерол-синтаза (45 000) Триптофан-синтаза (50 000)

β-Цепь α-Цепь Мономер

Активность фермента

162 1560 1620 1353 1191 804 36 250

trp E *trp D* *trp C* *trp B* *trp A*

P O L a

Последовательность промотор-оператор-лидер-аттенуатор

Числами в скобках указаны межгеновые расстояния

t и t' — терминаторы

Рис.1.13. *trp*-оперон содержит пять смежных структурных генов, которым предшествует контролирующая область. КДРФ-карбоксифениламин-1-дезоксирибулозофосфат (Льюин, 1987)

11

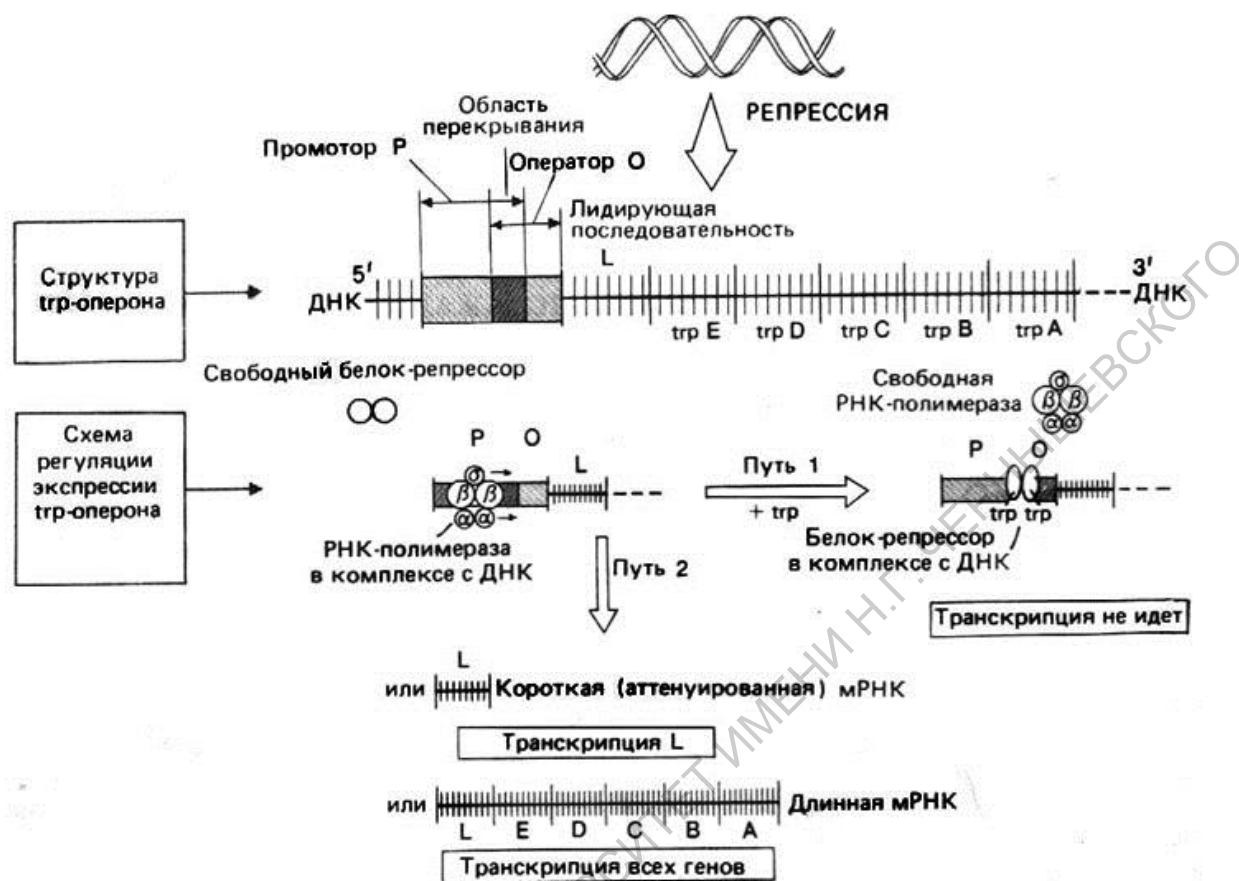


Рис. 1.14. Регуляция экспрессии генов триптофанового оперона (Рис, Стернберг, 2002)

13. Особенности аттенуаторного участка. Модель аттенуации.

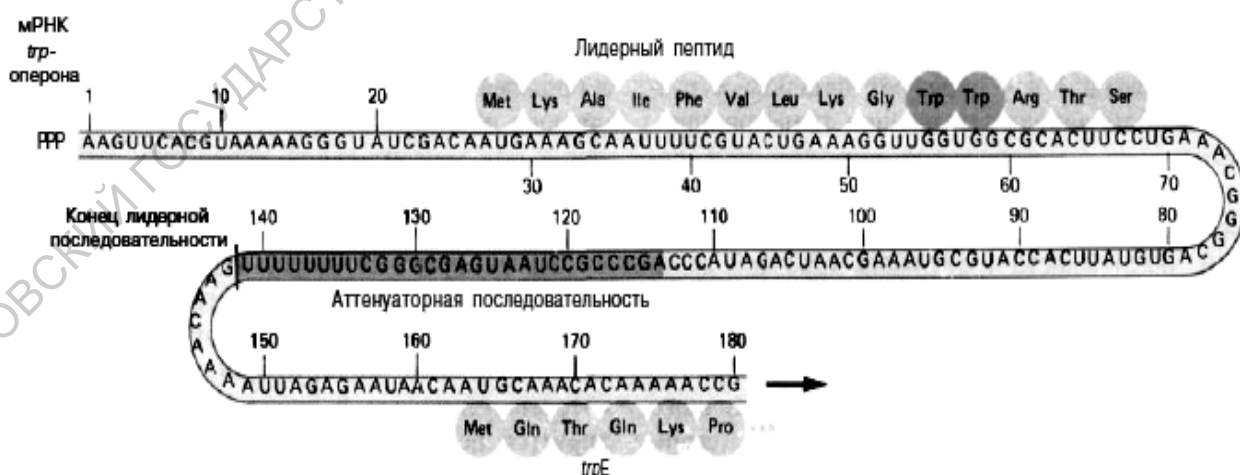


Рис.1.15. Лидерная *trp*-мРНК кодирует короткий пептид и содержит аттенуаторную последовательность. В лидерном полипептиде имеются два рамполуженных рядом триптофановых остатка (Сингер, Берг, 1998)

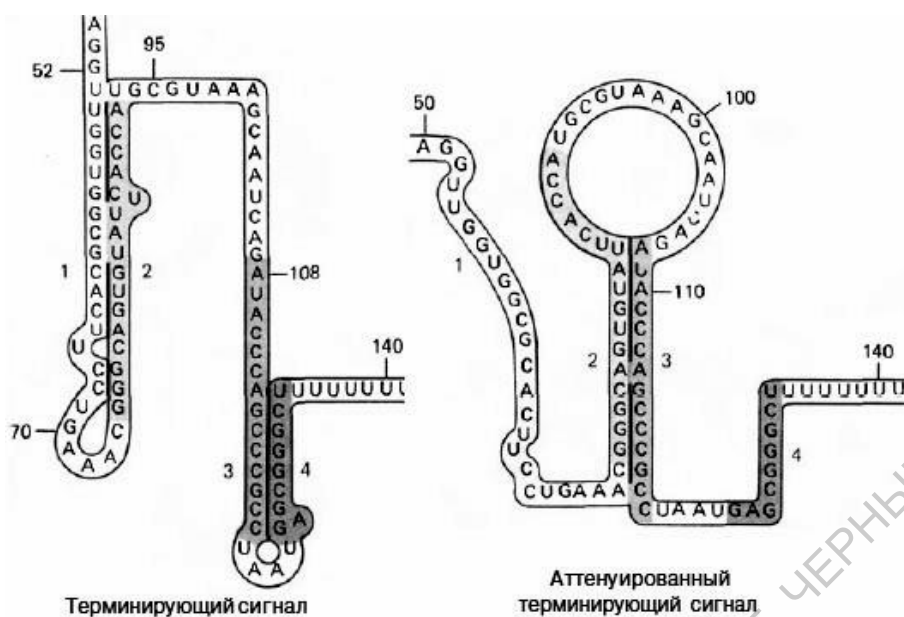


Рис.1.16. Альтернативные структуры со шпильками, которые образует лидерная *trp*-мРНК (Сингер, Берг, 1998)

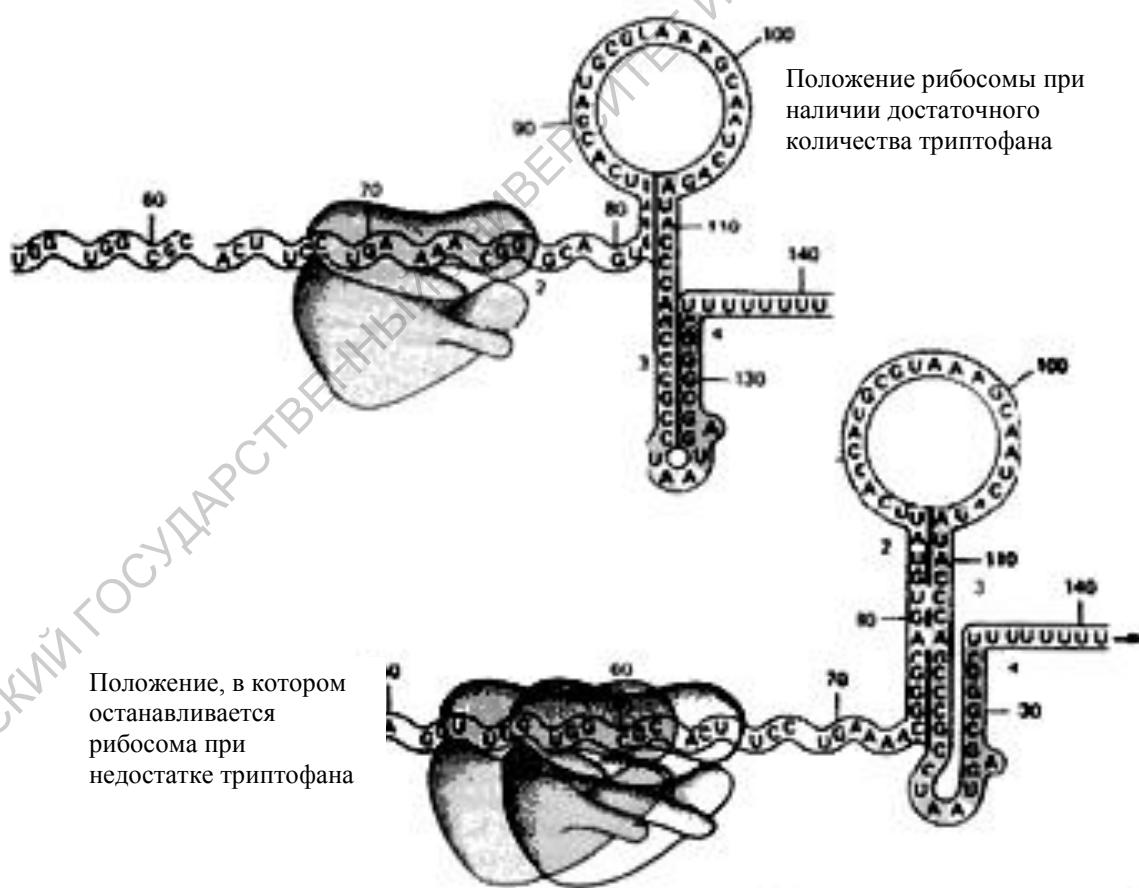


Рис.1.17. Образование разных шпилечных структур лидерной *trp*-мРНК. Положение рибосомы определяет, какая именно из двух альтернативных шпилек образуется, и тем самым – сформируется ли структура, способствующая терминации транскрипции (Сингер, Берг, 1998)

Задачи для самоконтроля

Выберите все правильные ответы из предложенных.

1. Контакт в операторе *lac*-оперона происходит в области: а) от –40 до –10; б) от –35 до –10; в) от –5 до +21; г) от –23 до –3; д) от –40 до +18.
2. Лидерная последовательность: а) включает 140 п.н; б) включает 162 п.н; в) инициирует транскрипцию; г) прерывает транскрипцию
3. Контакт в операторе *trp*-оперона происходит в области: а) от –40 до –10; б) от –35 до –10; в) от –5 до +21; г) от –23 до –3; д) от –40 до +18.

Заполните пропуски в следующих утверждениях.

4. Комплекс регуляторно-функциональных элементов у бактерий получил название _____.
5. Транскрипция инициируется в _____, в котором находится область связывания с РНК-полимеразой.
6. Низкомолекулярные лиганды – _____, оказывают влияние на способность многих репрессоров связываться со своим оператором.
7. Эффекторы, снижающие сродство репрессора к оператору называются _____.
8. Системы позитивного и негативного контроля определяются ответом оперона в отсутствии _____ белка.
9. При _____ типе контроля система структурных генов функционирует, если регуляторный белок инактивирован.
10. Для генов, которые находятся под _____ контролем, экспрессия возможна только в присутствии активного регуляторного белка.
11. _____ опероны функционируют только в присутствии малых молекул индуктора.
12. Репрессия осуществляется в том случае, если корепрессор _____ белок-репрессор или _____ белок-апоиндуктор.
13. Лактозный оперон включает _____ структурных гена.
14. Выражение *lac*-генов контролируется по типу _____ регуляции.
15. Мутанты, продуцирующие большие количества структурных белков даже в отсутствии индуктора, называют _____ мутанты.
16. Благодаря тому, что регуляторный ген *lacI* кодирует _____-диффундирующий продукт нет необходимости в его близкой локализации к структурным генам.
17. Сайт O^+ является _____-доминантным, так как способен контролировать смежные гены независимо от присутствия в клетке других аллелей этого сайта.
18. Триптофановый оперон включает _____ структурных генов: _____.
19. Промотор *trp*-оперона расположен _____ кластера генов.
20. Оператор *trp*-оперона лежит в пределах _____.
21. Между оператором и кодирующей областью первого гена (*trp E*) располагается _____ последовательность.

22. Синтез триптофановых ферментов контролируется содержанием _____ в клетке, который способен функционировать как _____-активизирующий белок-репрессор.

23. В случае репрессии *trp*-оперона сохраняется _____ уровень экспрессии структурных генов.

24. Участок, называемый _____, был открыт, когда выявили мутации - делеции справа от промотора *trp*, повышающие уровень экспрессии генов.

25. В лидерную область входит сайт связывания с _____, в котором за кодоном АУГ следует область из тринадцати кодонов.

Укажите, какие из следующих утверждений правильные, а какие – нет. Если утверждение неверно, объясните почему.

26. В отсутствии индуктора наступает состояние полной репрессии *lac*-оперона.

27. Лактоза проявляет слабый эффект антииндуктора, в то время как аллолактоза обладает сильным индуцирующим эффектом.

28. Транскрипция всех структурных генов *trp*-оперона может инициироваться только в одном общем промоторе.

29. Ген-регулятор находится непосредственно перед оператором

30. Транскрипция структурных генов в триптофановом опероне терминируется в *ρ*-независимом сайте. Аттенуатор является *ρ*-независимым сайтом терминации.

31. У бактерий процесс транскрипции сопряжен с трансляцией.

Список рекомендуемой литературы

1. Клаг У.С., Каммингс М.Р. Основы генетики. М.: Техносфера, 2009. С. 499 – 511.
2. Льюин Б. Гены. М.: Мир, 1987. С.190.
2. Льюин Б. Гены. М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2012. С.311–340, 343–358, 361– 387.
3. Рис Э., Стернберг М. Введение в молекулярную биологию: От клеток к атомам М.: Мир, 2002. 142 с.
4. Сингер М., Берг П. Гены и геномы. М.: Мир, 1998. Т.1. С.172 –181.

Тема 2. ГЕНОМ ЭУКАРИОТ. СТРУКТУРА И ЭКСПРЕССИЯ ЯДЕРНЫХ ГЕНОВ

Вопросы к семинару

1. Ядерный геном эукариот. Причины «избыточности» эукариотического генома.
2. Структура эукариотических генов. Прерывистость генов.



Рис. 2.1. Структурные особенности типичного эукариотического гена, кодирующего белок (Сингер, Берг, 1998б)

3. Нефункциональные копии генов. Псевдогены. Процессированные псевдогены.



Рис.2.2. Превращение одной из копий β -глобина в псевдоген путём накопления в ней мутаций. (Льюин,2012)

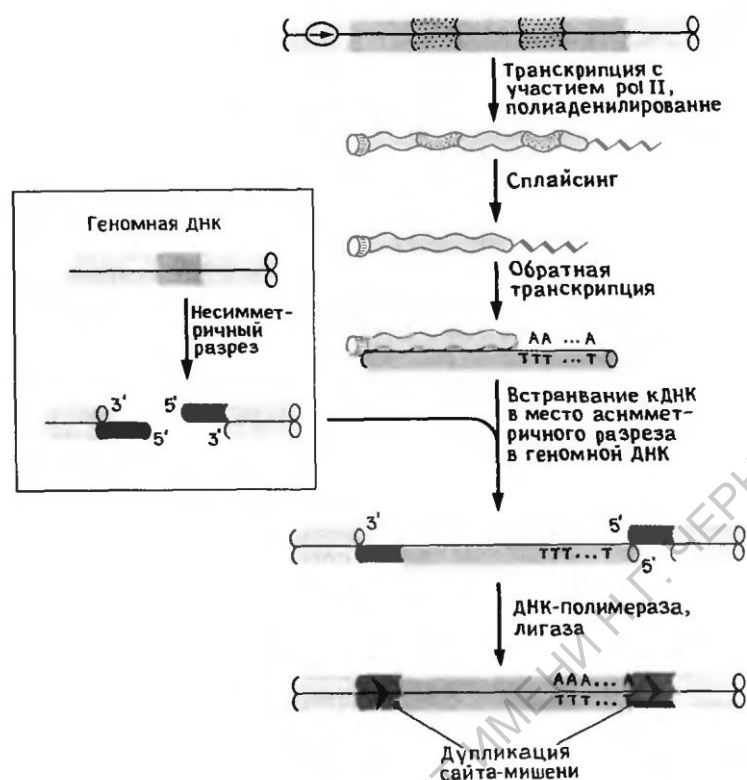


Рис. 2.3. Модель образования процессированного псевдогена (Сингер, Льюин, 19986)

4. Повторяющиеся последовательности ДНК. Размеры и число копий.

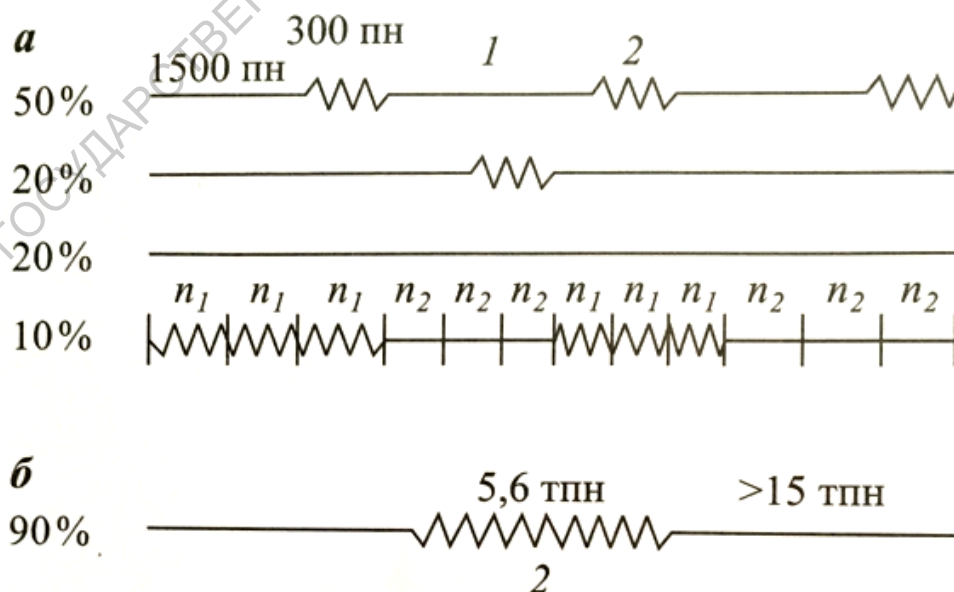


Рис. 2.4. Схема чередования последовательностей нуклеотидов разной степени повторяемости в геномах: а – типа *Xenopus*, б – типа *Drosophila* (Жимулёв, 2007)

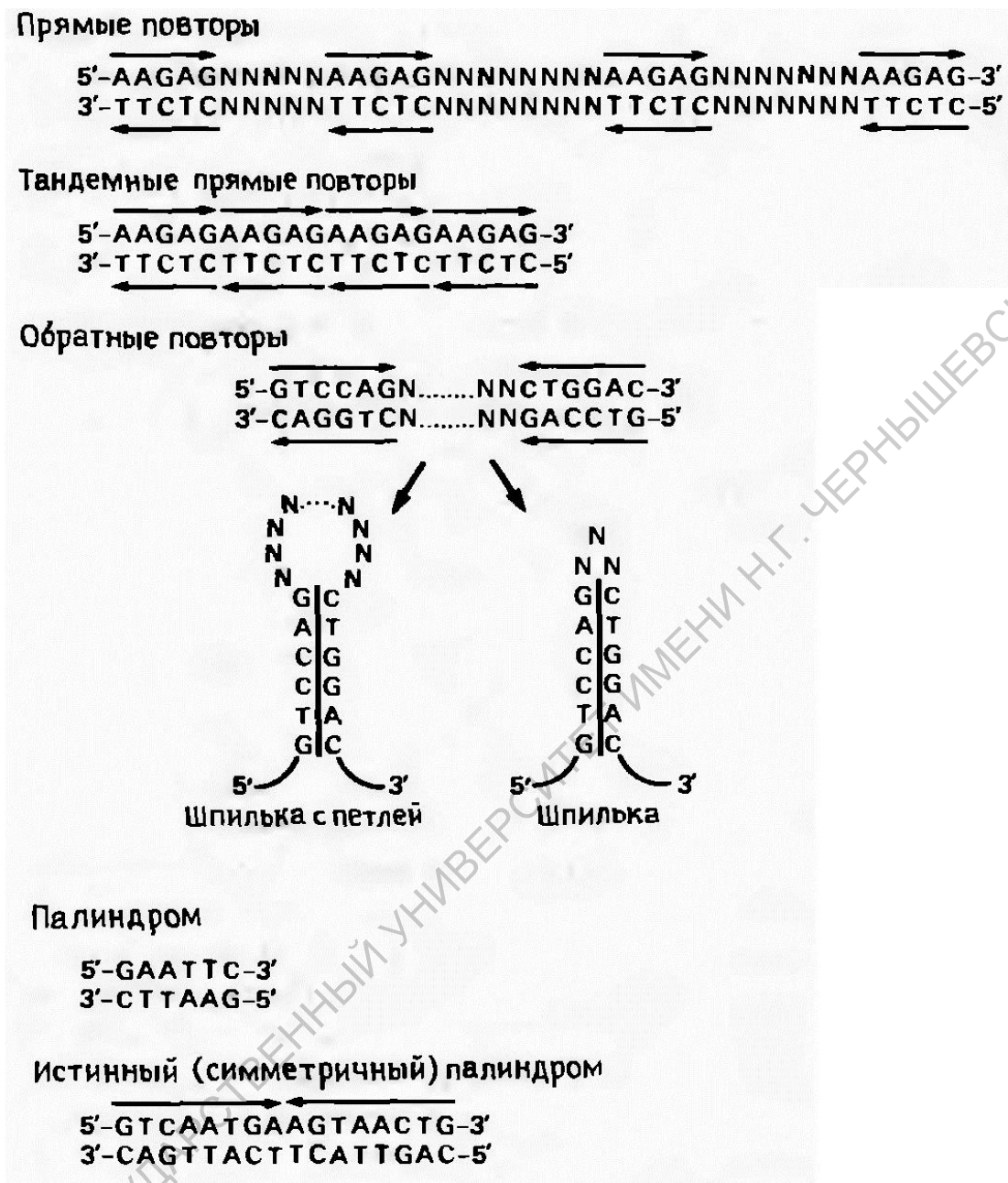


Рис. 2.5. Некоторые типы нуклеотидных последовательностей (Сингер, Берг, 1998б)

5. Мультигенные семейства генов.

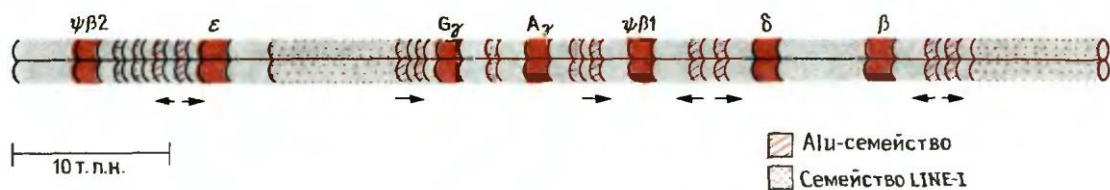


Рис. 2.6. Мультигенное семейство генов β -глобина человека, состоящее из диспергированных повторов, которые принадлежат к разным семействам (Сингер, Берг, 1998б)

6. Эволюционные аспекты повторяемости последовательностей.

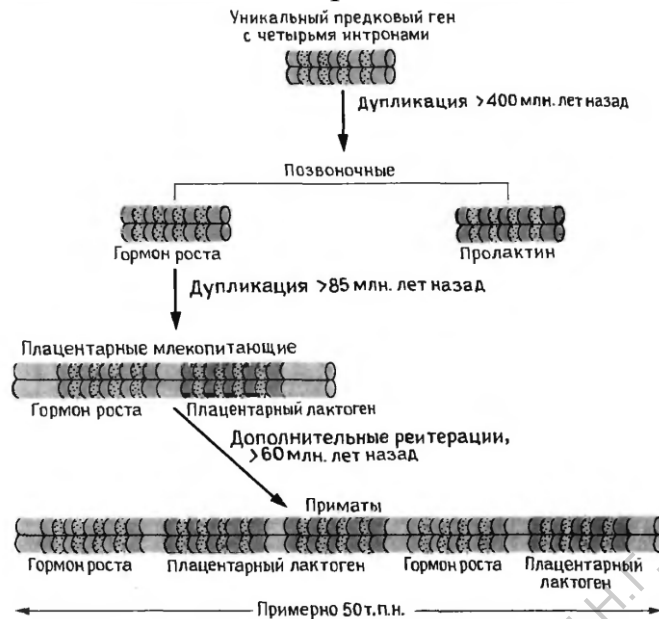


Рис. 2.7. Схематическое представление эволюции мультигенного семейства генов гормона роста человека (Сингер, Берг, 1998б)

7. Гены класса I. Особенность структуры и расположения в хромосоме.

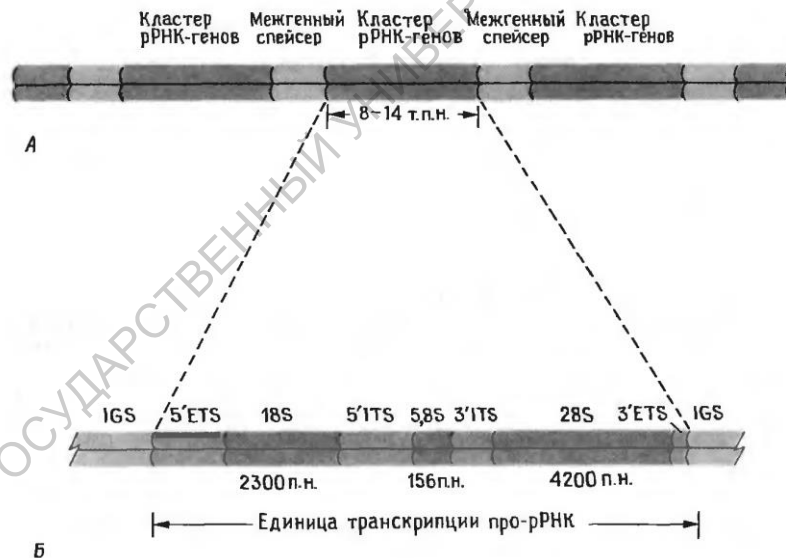


Рис. 2.8. Организация кластеров рРНК-генов эукариот. А. Каждый кластер рРНК-генов длиной от 8 до 14 т.п.н. отделен от других кластеров межгенными спейсерами (IGS). Б. Каждый кластер рРНК-генов составляет отдельную единицу транскрипции, состоящую из 5'-внешнего транскрибируемого спейсера (5'-ETS), последовательности, кодирующей 18S-рРНК, 5'-внутреннего транскрибируемого спейсера (5'-ITS), последовательности, кодирующей 5,8S-рРНК, 3'-внутреннего транскрибируемого спейсера (3'-ITS), последовательности, кодирующей 28S-рРНК, и 3'-ETS. Каждый кластер рРНК-генов фланкируют одинаковые межгенные регуляторные последовательности (IGS). Единица транскрипции пре-рРНК начинается от места соединения IGS с 5'-ETS и кончается в разных сайтах IGS за последовательностью, кодирующей 28S-рРНК (Сингер, Берг, 1998б)

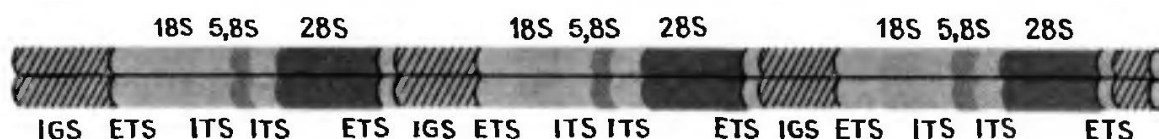


Рис. 2. 9. Организация рибосомных ДНК. Единицы транскрипции рДНК образуют кластеры из длинных тандемных повторов. Представлены кодирующие области для 18S-, 5,8S- и 28S-рРНК, а также три типа спейсеров: ETS – внешний транскрибируемый спейсер, ITS – внутренний транскрибируемый спейсер и IGS – межгенный спейсер (Сингер, Берг, 19986)

8. Экспрессия генов класса I. Транскрипция. Роль белковых факторов в регуляции транскрипции.

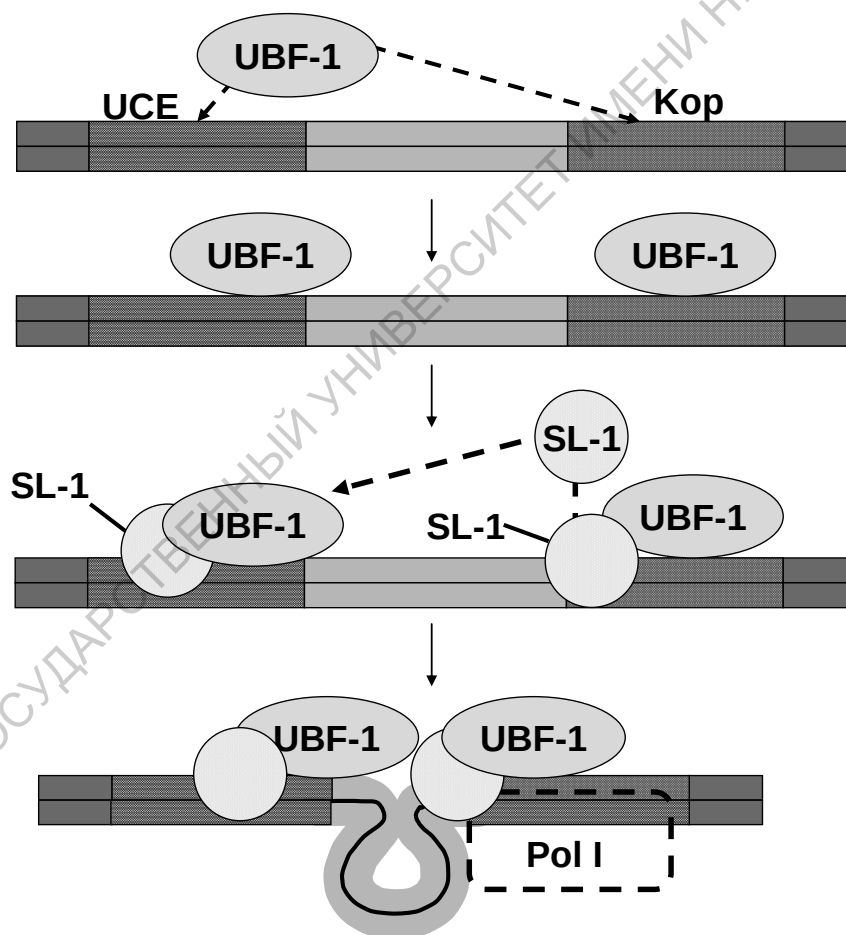


Рис. 2.10. Схема взаимодействия белков UBF-1 и SL-1 с элементами промотора рРНК при активации и транскрипции с участием РНК-полимеразы I (Сингер, Берг, 19986)

9. Регуляторные последовательности межгенного спейсера рДНК, Роль в инициации и терминации транскрипции.

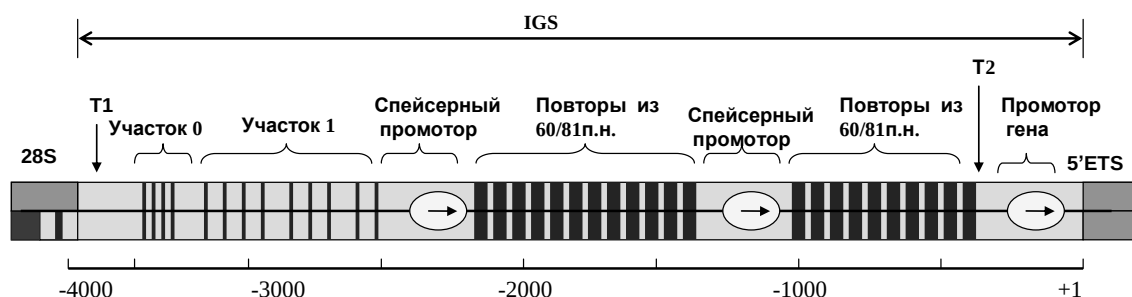


Рис.2.11. Типичный межгенный спейсер рДНК *Xenopus laevis*: T1 – неэффективный, T2 – эффективный терминаторы транскрипции (Сингер, Берг, 19986)



Рис. 2.12. Промоторы межгенного спейсера (IGS) и терминаторы (T) кластера генов рРНК мышцы. Транскрипция последовательности, кодирующей 28S-рРНК, заканчивается внутри кластера терминаторов (T1-T8); получившийся транскрипт подвергается процессингу с образованием 3'-конца зрелой 28S-рРНК. Транскрипция начинается с промоторов IGS, заканчивается в терминаторе, находящемся непосредственно перед промотором единицы транскрипции, расположенной справа (Сингер, Берг, 19986)

10. Гены класса II. Свойства РНК, кодируемых генами класса II.

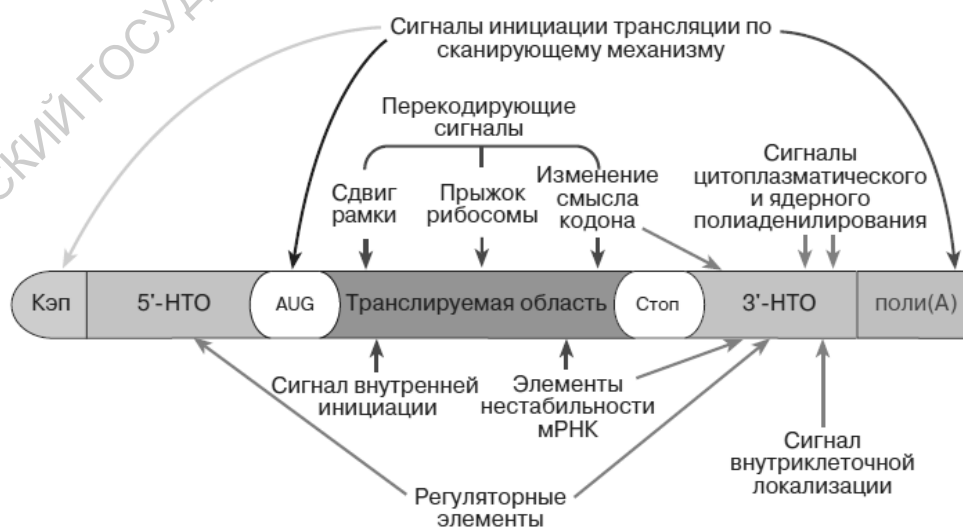


Рис. 2.13. Схема расположения функциональных участков на молекуле мРНК у эукариот (Овчинников, 1998)

11. Транскрипции генов класса II. РНК-полимераза II. Регуляторные участки генов.

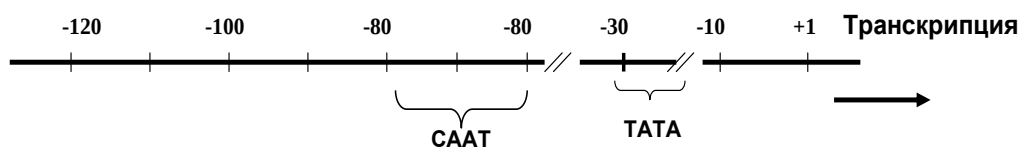


Рис. 2.14. Структура промотора у эукариот. ТАТА – последовательность, контролирующая выбор стартовой точки транскрипции. СААТ контролирует первоначальное связывание РНК-полимеразы с промотором. С помощью GC-домена происходит связывания РНК-полимеразы с окрестностями стартовой точки транскрипции.



Рис.2.15. Схема организации регуляторного участка гена, транскрибируемого РНК-полимеразой II (Lewin, 2000)

12. Общие и специфические факторы, их роль в транскрипции.

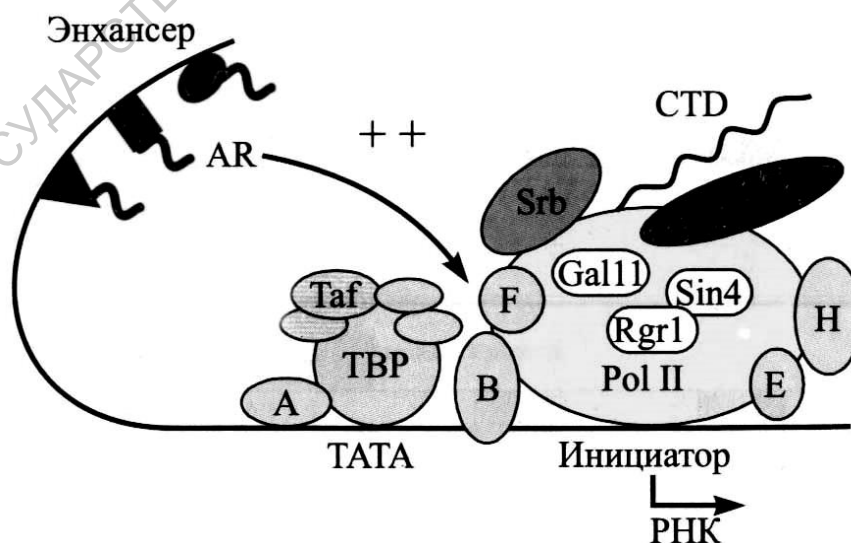


Рис.2.16. Расположение белков в типичном промоторе эукариот (Жимулёв, 2007)

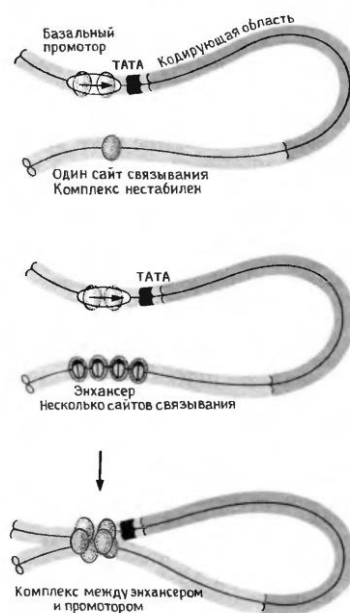


Рис. 2.17. Связывание нескольких белковых молекул с дистальными энхансерами индуцирует сборку комплексов транскрипции вблизи ТАТА-бокса (Сингер, Берг, 1998б)

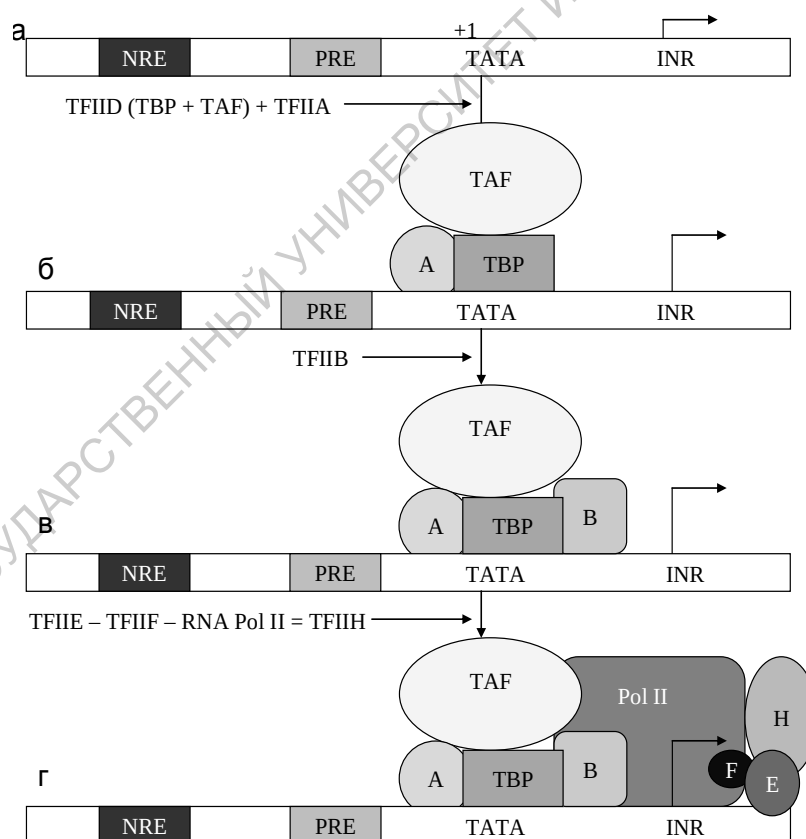


Рис.2.18. Сборка общего транскрипционного комплекса: а- типичный промотор гена эукариот, содержащий элемент инициации транскрипции (INR) и (ТАТА)-домен, а также некоторое число позитивных (PRE) и негативных регуляторных элементов (NRE); б-г- порядок сборки общих факторов транскрипции и РНК-полимеразы. *Srb* и *Swi/Snf*- участие в разрушении нуклеомы. ТФИИН- связан с белками эксцизионной репарации (Жимулёв, 2007)

13. Регуляция транскрипции генов U-РНК (мяРНК).

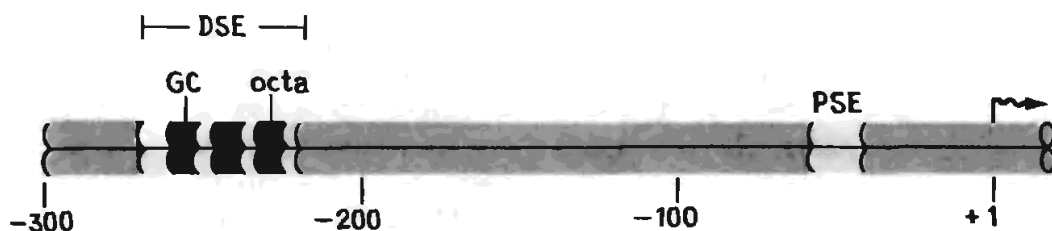


Рис.2.19. Элементы регуляции транскрипции с промоторов U-1, U-2, U-4 и U5-РНК. Транскрипцию катализирует РНК-полимераза II. ТАТА-бокс в этих промоторах отсутствует, имеются проксимальный (PSE) и дистальный (DSE) элементы (Сингер, Берг, 1998б)

14. Созревание мРНК. Основные этапы. Кэпирование пре-мРНК и про-У-РНК. Сопряжённость инициации с кэпированием.

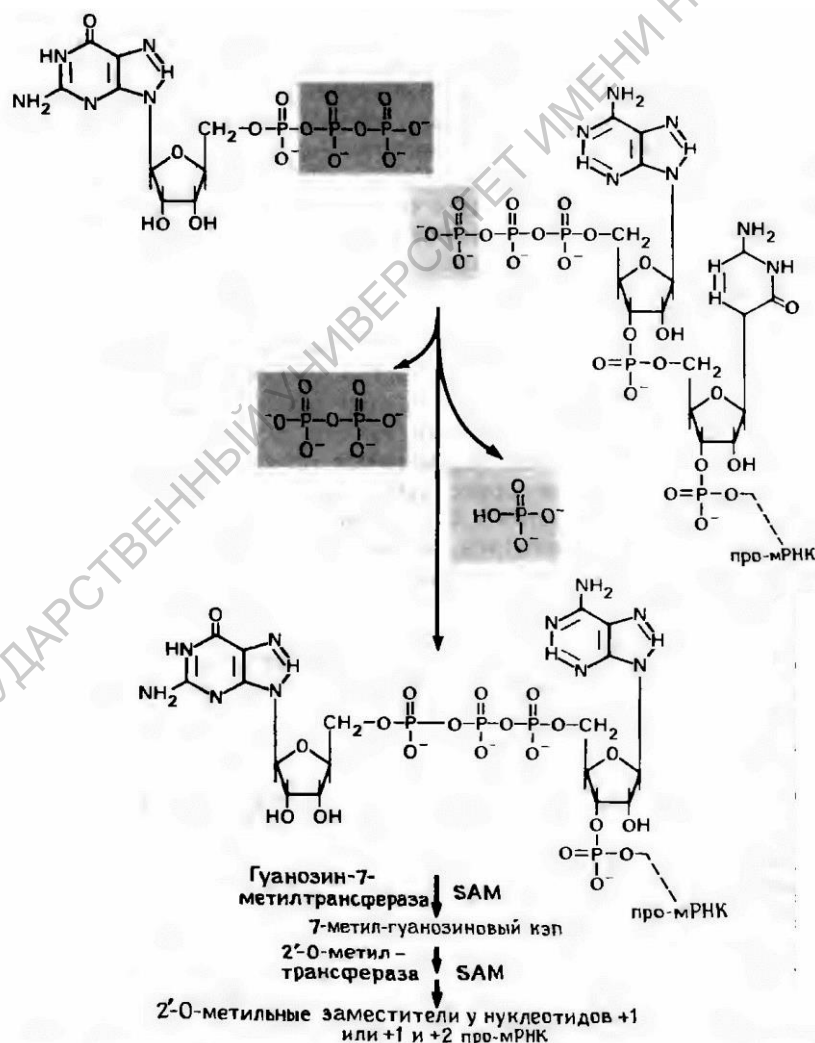


Рис.2.20. Образование 5'-кэп-структур эукариотических мРНК. После отщепления концевых фосфатов 5'-трифосфатного конца пре-мРНК гуанилтрансфераза присоединяет гуанильный остаток гуанозинтрифосфата к дифосфорилированному концу пре-мРНК. Образуется предшественник 5'-кэпа. Специфические метил-трансферазы метилируют гуанозиновый кэп в положении 7' и 2'-гидроксильные группы первого и второго остатков рибозы пре-мРНК (Сингер, Берг, 1998б)

15. Полиаденилирование и терминация транскрипции.

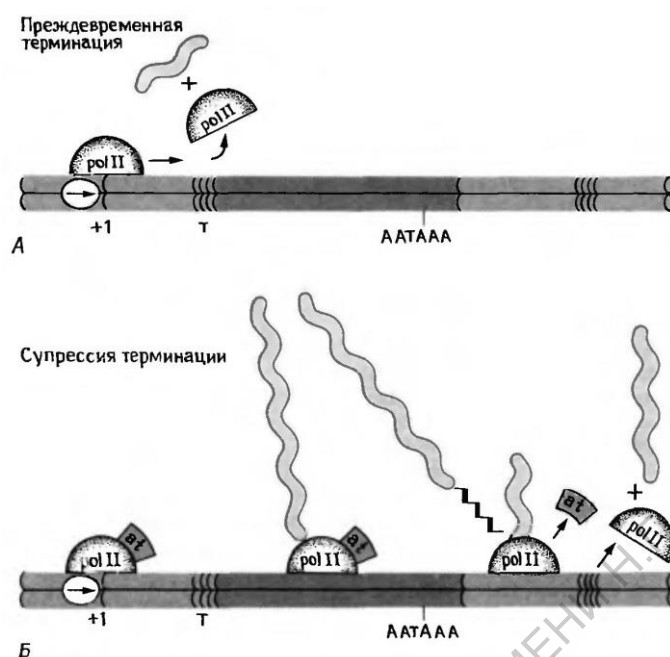


Рис.2.21. Сопряжение полиаденилирования и терминации транскрипции. **А.** Транскрипция под действием РНК-полимеразы II (pol II) прекращается раньше времени в Т-богатых участках (Т), расположенных в нескольких местах единицы транскрипции. **Б.** Связывание РНК-полимеразы с фактором антитерминации (at) ингибирует терминацию в Т-богатых последовательностях, и фермент получает возможность транскрибировать весь ген. Фактор at отделяется от полимеразы в сигнале полиаденилирования, и транскрипция продолжается до тех пор, пока фермент не закончит транскрипцию в неспецифических Т-богатых терминирующих последовательностях (Сингер, Берг, 1998б)

16. Созревание гистоновых мРНК, не имеющих *poly(A)*-хвостов.

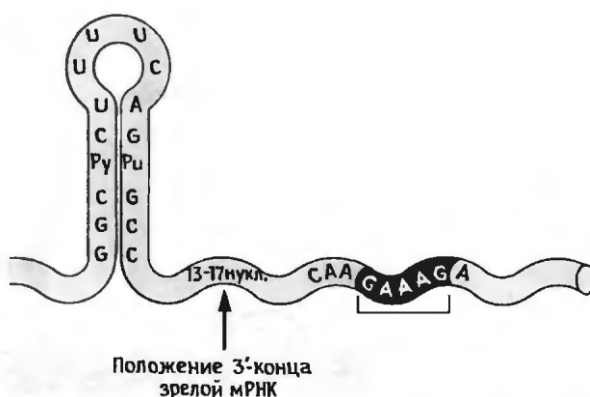


Рис.2.22. Структура 3'-конца гистоновых мРНК. Эти концы имеют нуклеотидную последовательность, образующую стебель из шести пар нуклеотидов и петлю из четырех нуклеотидов. На расстоянии примерно 15 нуклеотидов от шпильки находится высокоспецифическая последовательность, богатая пуринами. 3'-конец зрелых гистоновых мРНК образуется в результате эндонуклеазного расщепления участка между шпилькой и этой последовательностью (Сингер, Берг, 1998б)

17. Сплайсинг. Последовательность этапов сплайсинга.

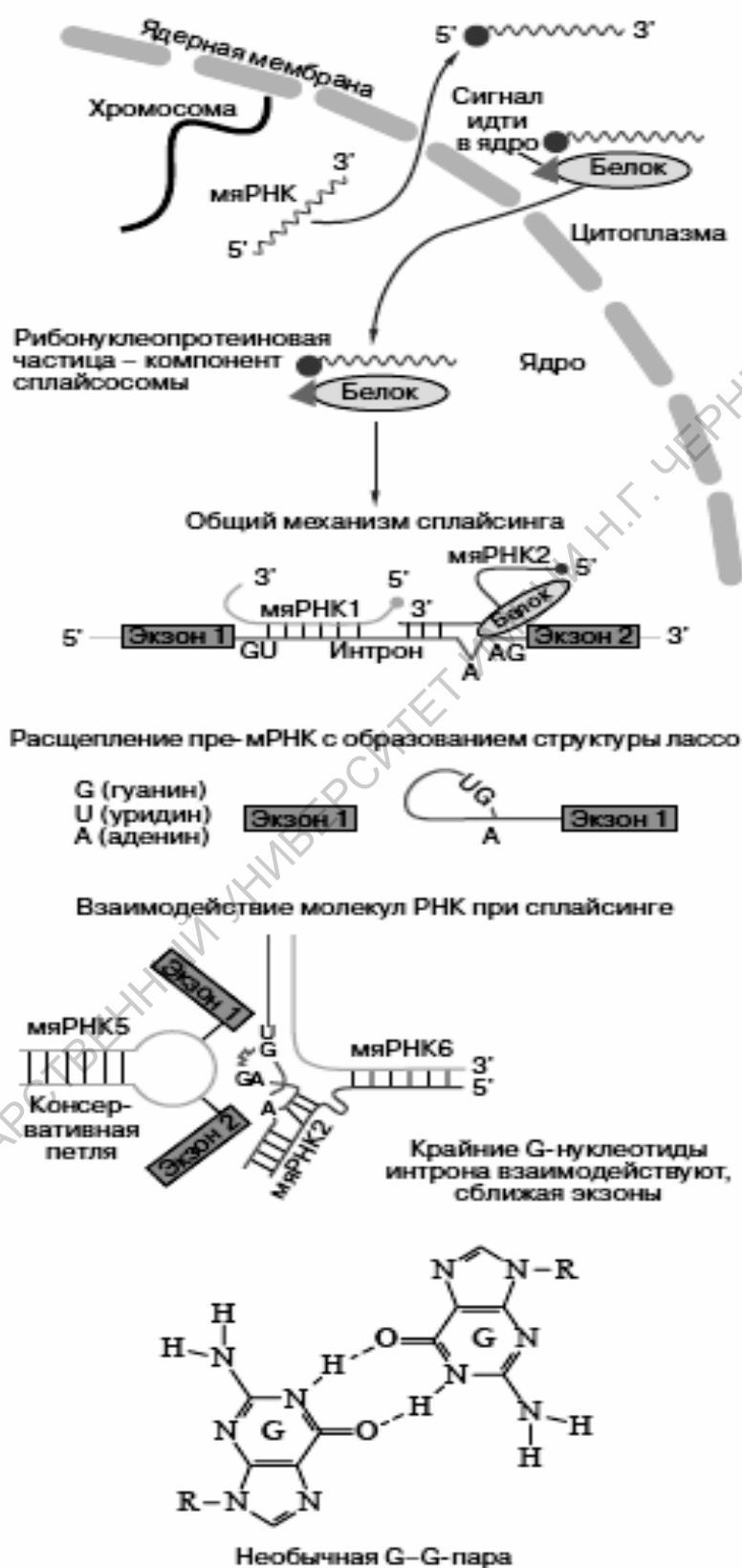


Рис.2.23. Механизм сплайсинга с участием малых ядерных РНК. Взаимодействия комплементарных нуклеотидных пар показано штрихами. Ломаной линией показаны G-G-взаимодействия, обусловленные водородными связями (Гвоздев,1996).

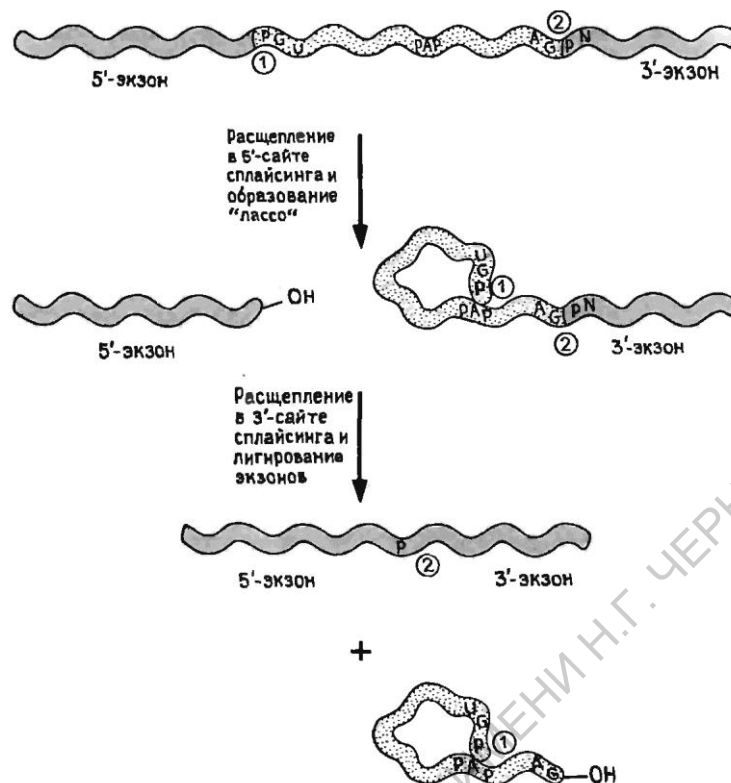


Рис.2.24. Сплайсинг интронов ядерных пре-мРНК (интроны выделены точками). Сначала происходит расщепление в 5'-сайте сплайсинга с последующим образованием 5', 2'-фосфодиэфирной связи, а затем расщепление в 3'-сайте сплайсинга и лигирование концов экзона (Сингер, Берг 1998б)

18. Альтернативный сплайсинг, его основные типы.

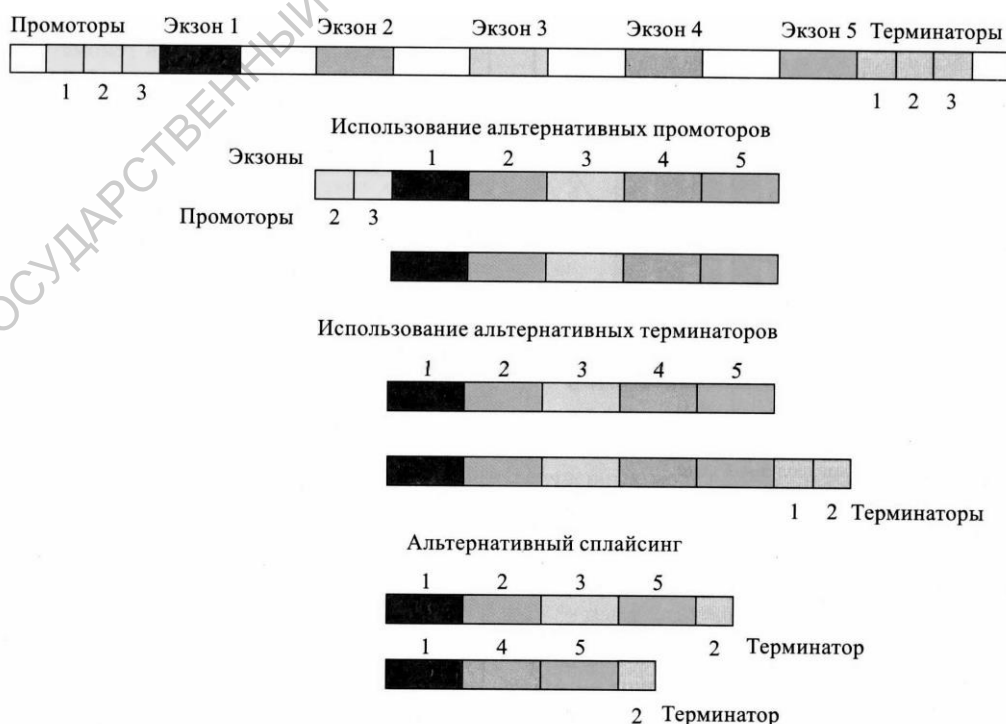


Рис. 2.25. Схема возможных вариантов альтернативного сплайсинга (Lewin 1994)

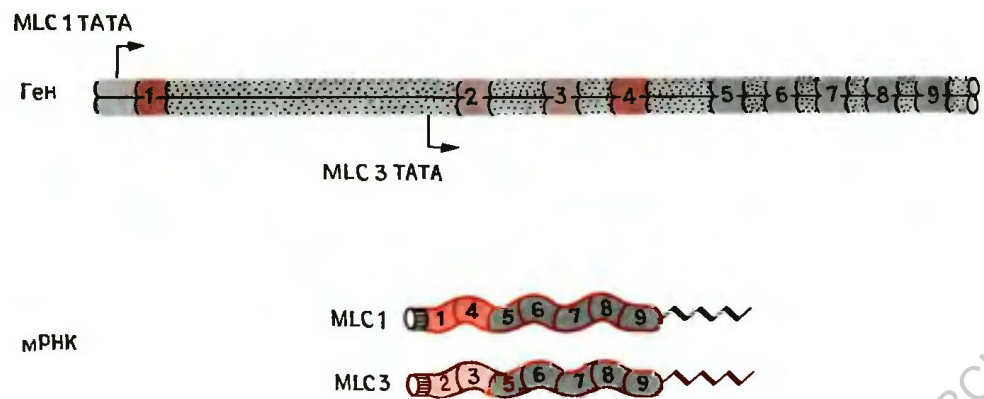


Рис.2.26. мРНК, полученные при альтернативном сплайсинге пре-мРНК, которые синтезировались с разных сайтов инициации транскрипции. В верхней части рисунка представлен ген легкой цепи миозина (MLC1) с девятью экзонами; интроны выделены точками. Стрелки указывают на разные сайты инициации транскрипции. При сплайсинге этих двух первичных транскриптов образуются мРНК, содержащие как одинаковые, так и разные экзоны (Сингер, Берг 19986)

19. Структура и организация генов класса III.

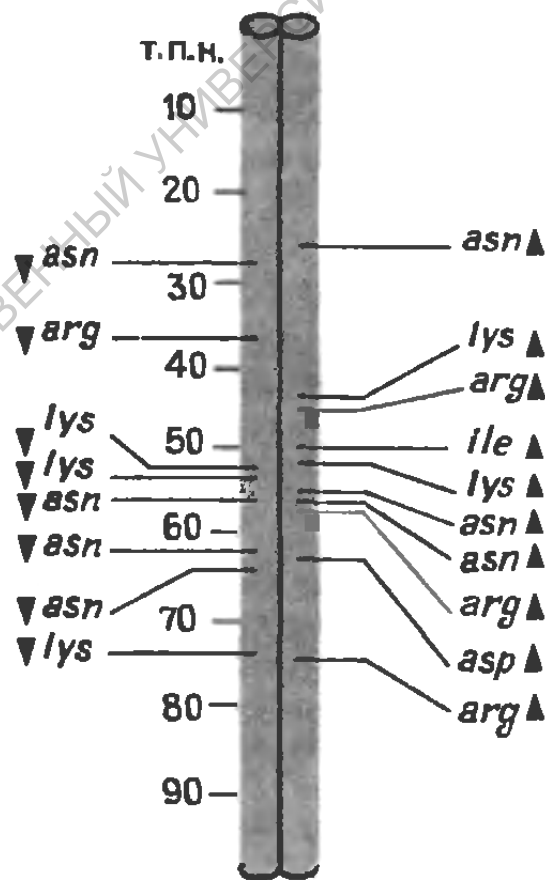


Рис. 2.27. Примерная организация кластера тРНК-генов в хромосомной области 42A *Drosophila*. Стрелки указывают направление транскрипции (Сингер, Берг, 19986)

20. Сигналы транскрипции генов класса III (5S-рРНК, тРНК, U6-РНК)

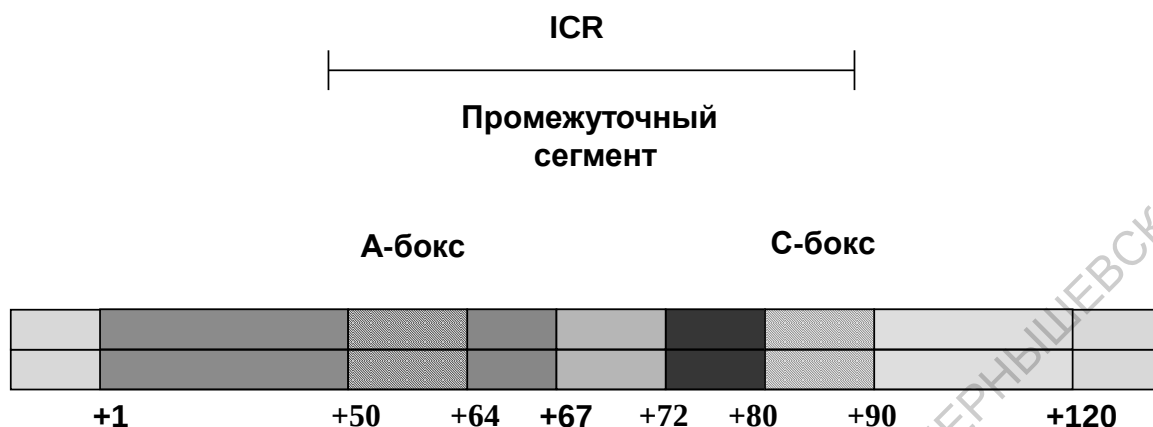


Рис. 2.28. Структура внутренней регуляторной области (ICR) 5S-рРНК *X. laevis* (Сингер, Берг, 1998б)

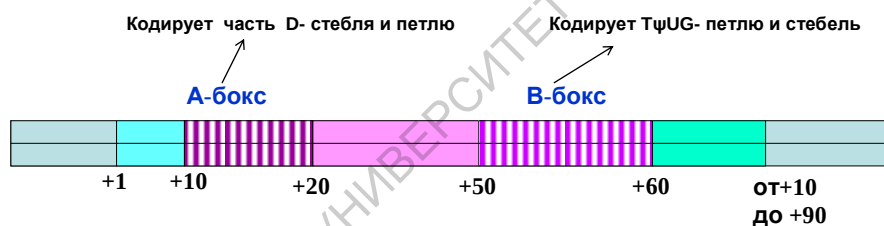


Рис.2.29. Внутренняя регуляторная область (ICR) гена тРНК (Сингер, Берг, 1998б)

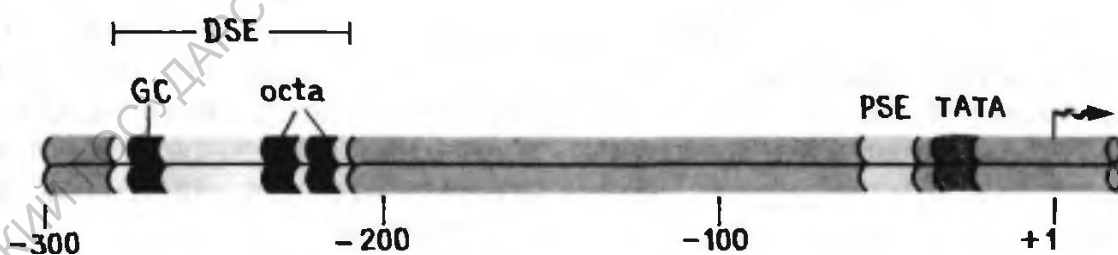


Рис. 2.30. Регуляторные элементы промотора U6-РНК. Транскрипция с промоторов U6-РНК осуществляется при участии РНК-полимеразы III (Сингер, Берг, 1998б)

21. Роль белковых факторов в транскрипции генов класса III.



Рис. 2.31. Упорядоченное связывание факторов транскрипции с внутренней регуляторной областью (ICR) гена 5S-рРНК. Комплекс преинициации сохраняется на протяжении всего цикла транскрипции (Сингер, Берг, 19986)

22. Созревание пре-тРНК.

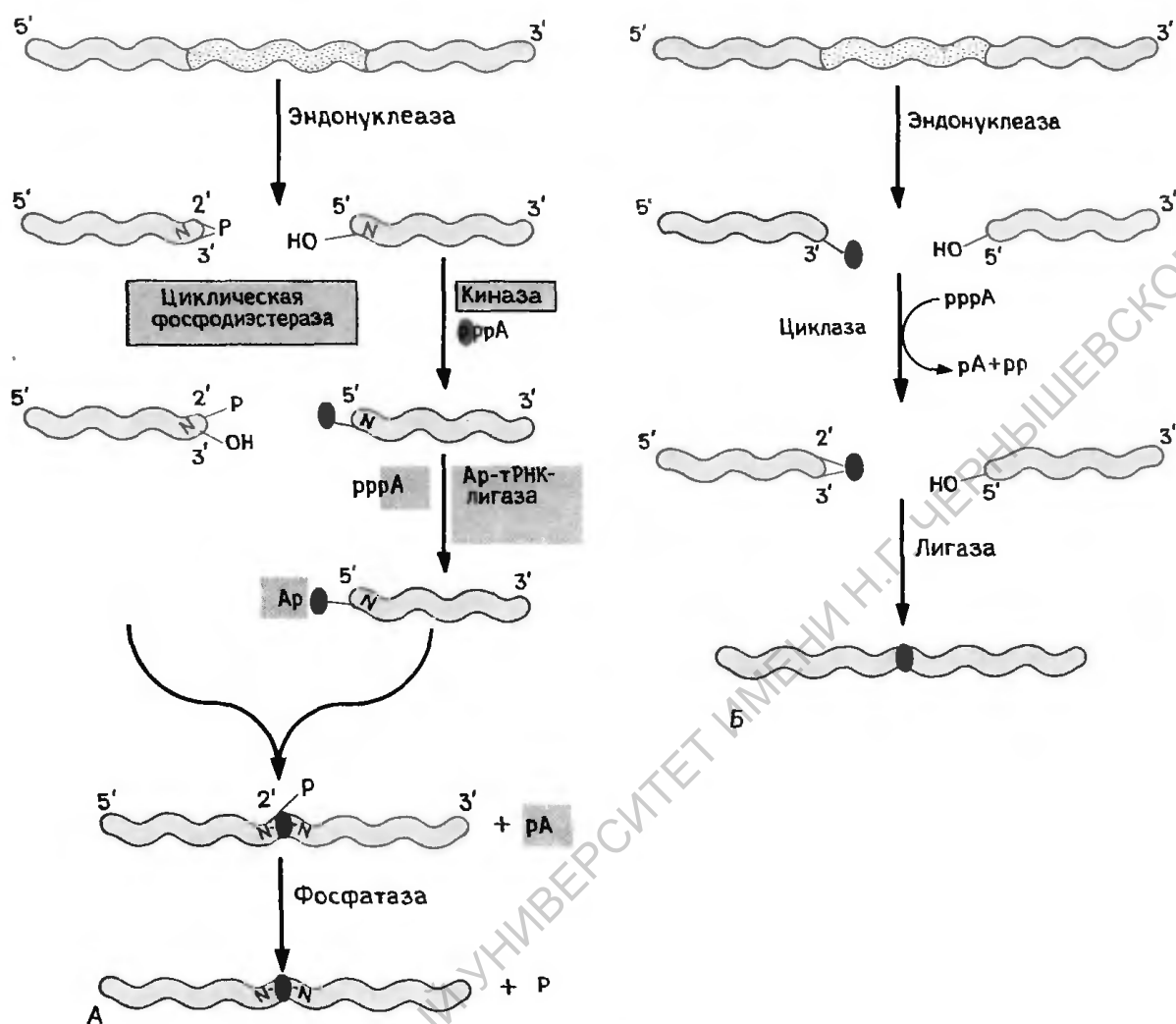


Рис. 2.32. Сплайсинг тРНК. А. Сплайсинг у дрожжей протекает с участием трёх белков: эндонуклеазы, которая расщепляет пре-тРНК в обоих сайтах сплайсинга с образованием указанных концов; полифункционального белка, катализирующего все остальные реакции, кроме фосфатазной; 2'-фосфатазы. В этом случае в месте сочленения обоих экзонов находится фосфатная группа, которая до этого была конечным фосфатом АТР. Б. У позвоночных три указанные реакции катализируют отдельные ферменты, при этом каждый фермент участвует только в сплайсинге тРНК. Фосфат в месте соединения двух экзонов ранее находился в месте сочленения экзона и интрона.



Рис. 2.33. Инактивация одной из двух X-хромосом у млекопитающих (Сингер, Берг, 19986)

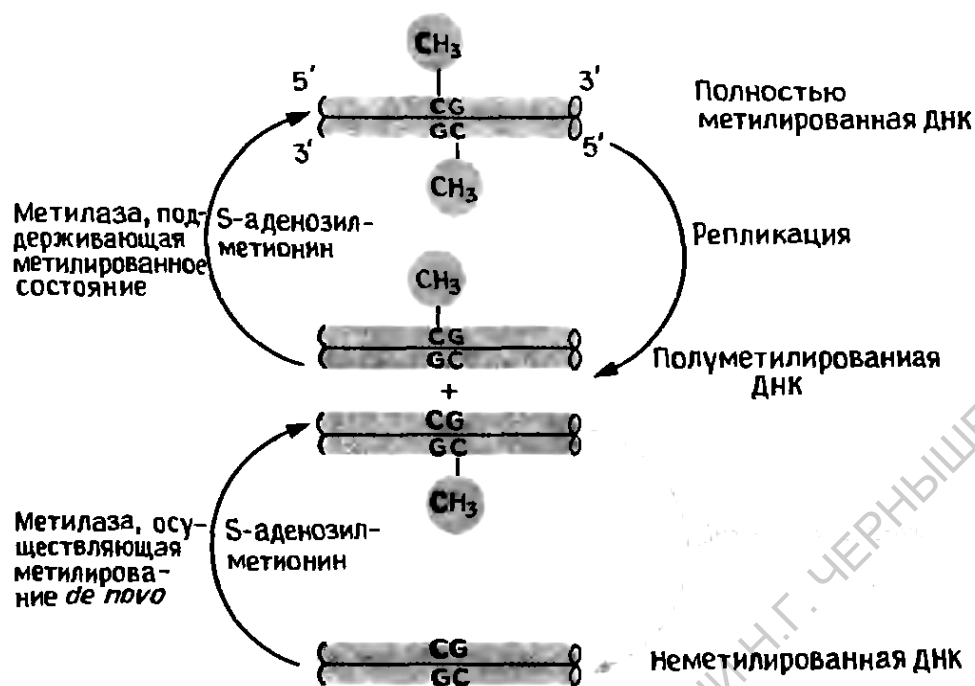


Рис. 2.34. Поддержание метилированного состояния и метилирование ДНК *de novo* (Сингер, Берг, 1998б)

Задачи для самоконтроля

Выберите правильные ответы из предложенных.

1. Укажите последовательность, названную истинным палиндромом (1), tandemным прямым повтором (2), образующую стебель с петлёй (3) и шпильку (4): а) GTCAAGGAA'AAGGAACTG; б) GTCGAGGAA'AAGCCCGTC; в) CAAGCA'T'TGCTTG; г) CAACAA'CAACAA; д) GTAAAGCCG'AAACCCGT'CGGCTTGAC.

2. Интроны отсутствуют (1) и имеются (2) в генах: а) дрозофилы, *ultrabithorax* и *anthennapedia*, отвечающих за развитие органов; б) пяти гистонов позвоночных; в) кодирующих белки; г) тРНК; д) α - и β -интерферонов позвоночных.

3. Промоторные, энхансерные и терминирующие последовательности генов класса I находятся в области: а) межгенного спейсера; б) внешних транскрибируемых спейсеров; в) внутренних транскрибируемых спейсеров; г) единицы транскрипции.

4. Большинство гистоновых мРНК: а) не имеют поли(А)-«хвостов»; б) имеют поли(А)-«хвосты»; в) имеют зрелый 3'-конец с характерным стеблем и петлей; г) на 5'-конце содержат кэп.

5. Белки, называемые Srb, связываясь с РНК-полимеразой II: а) обнаруживают область терминирования транскрипции; б) разрушают

нуклеосомы; в) обеспечивают отрицательную суперспирализацию; г) декомпактизуют молекулу ДНК.

6. Для начала транскрипции РНК-полимеразе II следует: а) освободиться от всех без исключения факторов транскрипции; б) пройти фосфорилирование; в) находиться в комплексе со всеми общими факторами транскрипции; г) изменить конформацию; д) освободиться от всех факторов транскрипции, кроме TFIID.

7. Белок Tag имеет сайты связывания в области: а) *ori*; б) энхансера; в) базального промотора; г) последовательности, кодирующей 5'-конец ранней пре-мРНК.

8. Процессинг 5'-конца осуществляется на этапе: а) инициации транскрипции; б) элонгации транскрипции; в) терминации транскрипции; г) инициации трансляции.

9. Процессинг 5'-конца заключается в: а) дезаминировании первого основания; б) присоединении метилированного остатка гуанинтрифосфата к концевому нуклеотиду РНК; в) присоединении *poly*(A)-«хвоста» к первому нуклеотиду; г) присоединении этилированного гуанозинтрифосфата к концевому нуклеотиду.

10. Экспонирование 5'-конца НЕ обеспечивает: а) эффективную трансляцию мРНК; б) продление жизни мРНК; в) узнавание ферментами сплайсинга; г) внутриклеточное распределение молекул мРНК.

11. Полиаденилирование 3'-конца мРНК: а) сопряжено со сплайсингом или предшествует отдельным его стадиям; б) следует за сплайсингом; в) предшествует транскрипции; г) сопряжено с трансляцией.

12. Участки гена, ковалентно соединяющиеся друг с другом и сохраняющиеся в составе зрелой мРНК, называются: а) интроны; б) экзоны; в) внутренние НТО; г) 3'- и 5'-НТО.

13. Реакции процессинга осуществляются специфическими: а) рибонуклеазами; б) гликозилазами; в) рестриктазами; г) ревертазами.

14. Молекулы РНК, сами катализирующие свой сплайсинг, называются: а) РНК-полимераза; б) праймазы; в) рибозимы; г) нуклеазы.

Заполните пропуски в следующих утверждениях.

15. Гены 5S-, 18S-, 28S- рРНК относят к генам класса ____.

16. Гены тРНК, 5S-рРНК и некоторые мцРНК относят к генам класса ____.

17. Гены всех мРНК, ряд U-мРНК относят к генам класса ____.

18. Продукт транскрипции РНК-полимеразы II после удаления лишнего участка на 3'-конце претерпевает ____.

19. Интроны генов ядерной мРНК имеют канонические последовательности на 5'-конце ____ и на 3'-конце __, замена которых ведет к ____ сплайсинга.

20. Гены ядерных рРНК низших эукариот имеют интроны группы I, способные катализировать свой _____, информация об этом содержится внутри интрона.

21. Обычно, увеличение количества продукта генов, кодирующих белки, происходит за счёт _____.

22. Число копий транскриптов РНК-генов возрастает за счёт большого числа _____.

23. _____ – это увеличение числа копий сегментов ДНК в процессе эволюции.

24. Актиновые гены различаются _____ последовательностями, выполняющими _____ функции.

25. Геномные сегменты, деятельность которых направлена на амплификацию и распространение в геноме получили название _____ ДНК.

26. Для функционирования искусственных хромосом наиболее важным фактором является _____.

27. РНК-полимераза эукариот _____ самостоятельно инициировать транскрипцию.

28. Для активирования РНК-полимеразы эукариот необходимо большое количество белков, не входящих в её состав, их называют _____.

29. Транскрипцию эукариотических генов класса I осуществляет _____, но для эффективной транскрипции необходимы _____ белки.

30. Регуляторный сегмент межгенного спейсера, включающий сайт инициации транскрипции (генов класса I), называется _____.

31. Сигналом к терминации транскрипции с участием РНК-полимеразы I служит консервативная последовательность, названная _____, которой обычно предшествует T-повторы.

32. Терминирующие последовательности часто располагаются _____ промотором следующего гена рРНК.

33. Транскрипция рРНК-генов обычно заканчивается за _____-концом гена _____.

34. Типичный ген, считываемый РНК-полимеразой II имеет промотор, расположенный _____ точки начала транскрипции.

35. Накопление в клетке белка Tag приводит к усилению _____ ДНК.

36. Транскрипция ранних мРНК начинается, если _____ белок Tag.

37. В _____ области кольцевого генома SV40 закодированы большой (Tag) и малый (tag) T-антигены.

38. _____ -антиген SV40 необходим для репликации вирусной ДНК и регуляции транскрипции вирусных генов

39. В _____ области генома SV40 зашифрованы три структурных белка, входящих в состав капсида вируса.

40. Для эффективной транскрипции ранней области необходимы GC-богатые элементы, размером 21/22 п.н., а также левый элемент (72 п.н.), стимулирующий правильную транскрипцию независимо от ориентации и расстояния относительно точек инициации, он получил название _____ транскрипции.

41. Транскрипцию генов U1-мяРНК, U2-мяРНК, U4-мяРНК, U5-мяРНК катализирует фермент _____, и исходные транскрипты _____ кэп.

42. Ген U6-мяРНК транскрибируется с участием _____ и его зрелая РНК _____ кэп.

43. Регуляторные последовательности, ответственные за инициацию транскрипции генов класса III располагаются _____ кодирующей области, поэтому получили название _____ регуляторного участка.

44. Нуклеотидные последовательности А- и В-боксов генов класса III существенны для транскрипции и необходимы для формирования _____ структуры тРНК.

45. Контроль генной активности с помощью метилирования распространён у _____.

46. Цитозин метилируется, если он находится в составе комплементарной последовательности _____.

47. Метилирование может влиять на структуру ДНК, например, способствует переходу данной последовательности в _____ - конформацию.

48. Связь метилирования с важнейшими процессами развития у млекопитающих иллюстрируют: _____ X-хромосомы и дифференциальный _____ аутом, полученных от отца и матери.

49. Созревание мя РНК происходит в _____ клетки.

50. Присоединение кэп-структуры к концу U-мяРНК необходимо для участия в _____.

51. В зрелых мРНК имеются последовательности, называемые _____, которые необходимы для стабилизации мРНК, эффективности её трансляции, локализации мРНК в клетке или в определенных тканях.

52. Активность рибозимов, катализирующих сплайсинг, увеличивается при их взаимодействии с белками, обладающими _____ активностью.

53. В сплайсинге участвуют ферменты _____, способные расплетать двойные ДНК-РНК спирали.

54. Рибонуклеопротеидный комплекс, содержащий несколько молекул РНК, десятки белков, необходимых для эффективного сплайсинга, называется _____.

55. Если гены содержат n-количество экзонов, то число вариантов зрелых молекул мРНК будет выражаться формулой _____.

56. У бактериальных генов, лишённых интронов, отсутствует _____ сплайсинг.

57. Укажите правильную последовательность

формирования на ДНК комплекса преинициации транскрипции: а) TFIIA; б) TFIIЕ + TFIIF; в) TFIID; г) TFIIB; д) РНК-polIII.

58. Установите соответствие между нефункциональными аналогами структурных генов и их характерными особенностями.

Аналог структурного гена	Характеристика
1. Псевдоген 2. Процессированный псевдоген	А. Содержат лишь часть кодирующей и регуляторных областей Б. Не содержат интронов В. Содержат интроны Г. Похожи на мРНК Д. Сцеплены с функциональными генами Е. Не сцеплены с функциональными генами Ж. Рассеяны по всему геному З. В структурном отношении близки к активным генам, но не являются их аллельными формами И. Образовались в результате обратной транскрипции и транспозиции К. В регуляторной и кодирующей областях имеют дефектные кодоны Л. Не кодируют функциональных генных продуктов М. Содержат зрелые 5'- и 3'- концы.

59. Установите соответствие между эукариотическими генами и их характеристикой.

Гены	Характеристика
1. Класс I 2. Класс II 3. Класс III	А. Локализованы в ядрышковых организаторах Б. Содержат одну копию генов В. Содержат множество копий генов Г. Кодируют РНК, участвующие в посттранскрипционном процессинге.

60. Установите соответствие между мРНК и её характеристикой

Тип мРНК	Характеристика
1. мРНК прокариот 2. мРНК эукариот	А. Стабильность молекулы Б. Короткий период жизни молекулы В. Кэп на 5'-конце и поли(А)-хвост на 3'-конце Д. Транспортируется через ядерные поры в цитоплазму Е. Включает нетранслируемые области Ж. Процессинг встречается в некоторых случаях

Укажите, какие из следующих утверждений правильные, а какие – нет. Если утверждение неверно, объясните почему.

61. Полиаденилатный, поли(А)-«хвост» входит в состав нуклеотидной последовательности гена, с которого транскрибирована мРНК.

62. Основным механизмом создания разных фенотипов является дифференциальная экспрессия генов класса II.

63.Если фактора TFIID нет, то преинициаторный комплекс не может связаться с ДНК.

64.Количество мРНК зависит от количества копий кодирующих генов.

65.Процесс инициации транскрипции регулируется путём непосредственных контактов между специфическими элементами последовательностей.

66.Энхансер включает большое число сигнальных элементов, каждый из которых сам по себе обладает высокой энхансерной активностью.

67.Регуляторные элементы вирусных промоторов находятся внутри единицы транскрипции или располагаются за ней.

68.Степень метилирования ДНК меняется в процессе развития, а также зависит от возраста организма и гормональных воздействий.

69.Участие разных U-мяРНК в сплайсинге основано на комплементарном взаимодействии их некоторых участков с отдельными последовательностями интронов и друг с другом.

70.Важным элементом в нуклеотидной последовательности интронов является аденин (А), который образует комплементарную пару с У (урацилом) U2-мяРНК.

71.При разрыве связи на границе 5'-конца интрона и 3'-конца Э1 замыкания ковалентной связи между неспаренным А и Г образуется структура «лассо».

72.U-мяРНК, комплементарно спариваясь с экзонами, удерживают их для сплайсинга.

73.Явление выбора путей сплайсинга называется альтернативным сплайсингом.

74.Процессинг мРНК характерен для бактериальных клеток.

75.Для *транс*-сплайсинга характерно образование ковалентных связей между фрагментами РНК, синтезированными на разных генах.

Список рекомендуемой литературы

1. Алиханян С.И., Акифьев А.П., Чернин Л.С. *Общая генетика*. М.: Высш. шк., 1985. С.104-109.
2. Браун Т.А. *Геномы*. М. Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2011. С. 267 – 285, 441– 445.
3. Гвоздев В.А. Регуляция активности генов при созревании клеточных РНК// Соросовский Образовательный Журнал. 1996. №12. С.11–18.
4. Жимулев И.Ф. *Общая и молекулярная генетика*. Новосибирск: Сибирское университетское изд-во, 2007. 478 с.
3. Клаг У.С., Каммингс М.Р. *Основы генетики*. М.: Техносфера, 2009. С.517 – 522, 621 – 630.
4. Льюин Б. *Гены*. М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2012. С. 45–61, 63–74, 83–102, 650–712, 822–823.
5. Овчинников Л.П. Что и как закодировано в мРНК // СОЖ.1998. №4. С.10-18.
6. Рыбчин В.Н. *Основы генетической инженерии*. СПб: Изд-во СПбГТУ, 2002. С.27–37.

7. *Сингер М., Берг П.* Гены и геномы. М.: Мир, 1998а. Т.1 С. 127–130, 262.
8. *Сингер М., Берг П.* Гены и геномы. М.: Мир, 1998б. Т.2. С.21–104, С.113–125, 135–145, 156–216.
9. *Barsch G.S., Seeburg P.H., Gelinas R. E..* The Human Growth Hormone Gene Family: Structure and Evolution of the Chromosomal Locus. *Nucleic Acids Res.* 1983. №11, P.3939 – 3958.
10. *Hanna-Rose W., Hansen U.* Active repression mechanisms of eukaryotic transcription repressors // *Trends in Genetics*. 1996. V.12. P. 229–234.
11. *Lewin B.* *Genes V.* Oxford; New York: Oxford University Press, 1994. P. 150, 687–688.
12. *Lewin B.* *Genes VII.* Oxford; New York: Oxford University Press, 2000. P. 233–271, 618.
13. *Struhl K.* Chromatin structure and RNA polymerase II connection for transcription // *Cell*. 1996. V. 84. P. 179–182.

Тема 3. МОБИЛЬНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ПРО- И ЭУКАРИОТ

Вопросы к семинару

1. Основные группы мобильных элементов.
2. Инсерционные последовательности. Особенности структуры и транспозиции. Последствия встраивания в геномный локус.

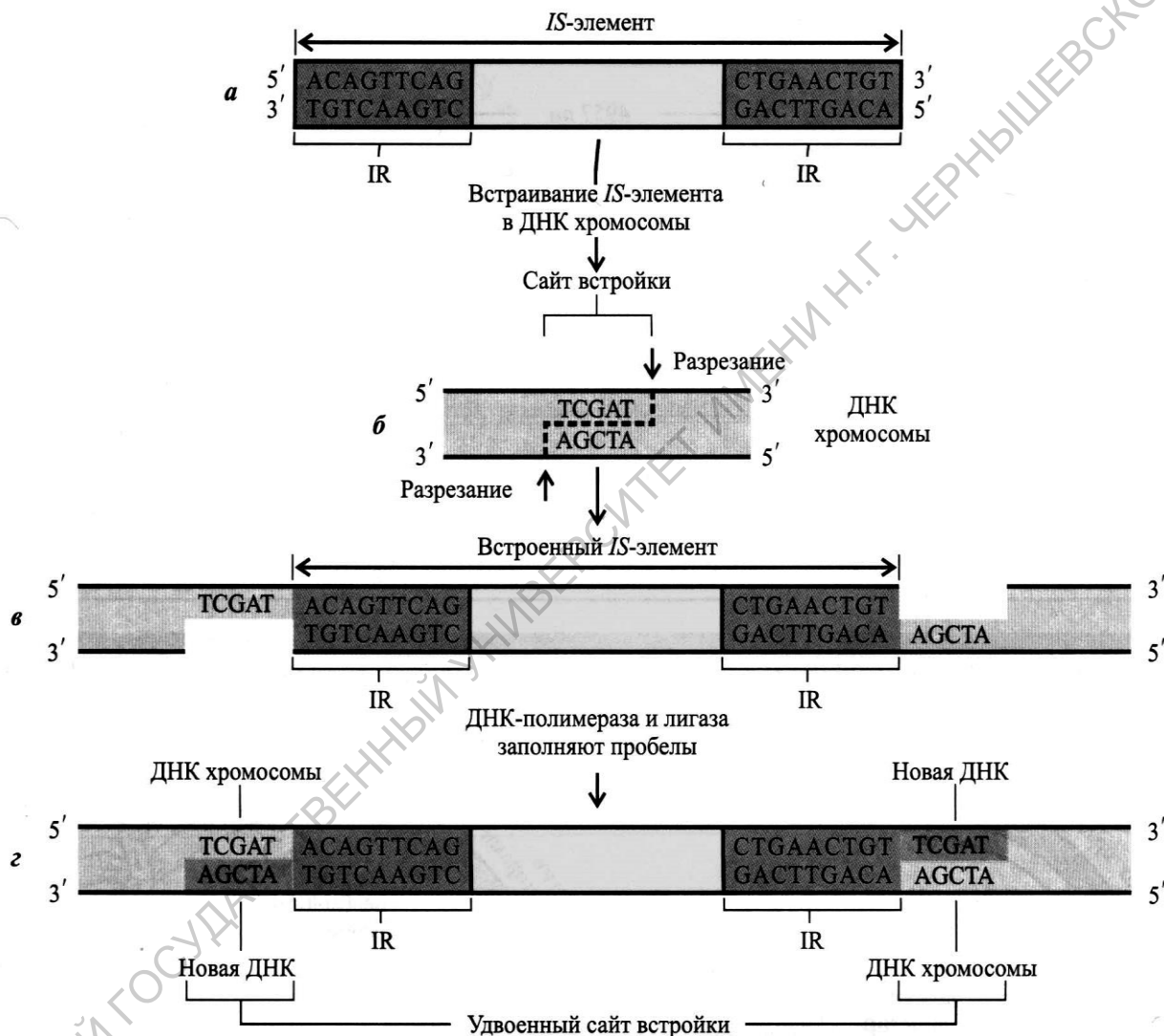


Рис. 5.1. Схема строения и инсерции IS -элемента в хромосомную ДНК бактерии:
 а – IS- элемент с IR-повторами длиной 9 пн; б – образование двухцепочечного надреза в ДНК бактерии; в – IS-элемента в участке надреза; г – достраивание фрагмента ДНК в участке надреза и образование дупликации геномной ДНК бактерии (Russell, 1998)

3. Сложные транспозоны. Их состав и вероятные пути возникновения.

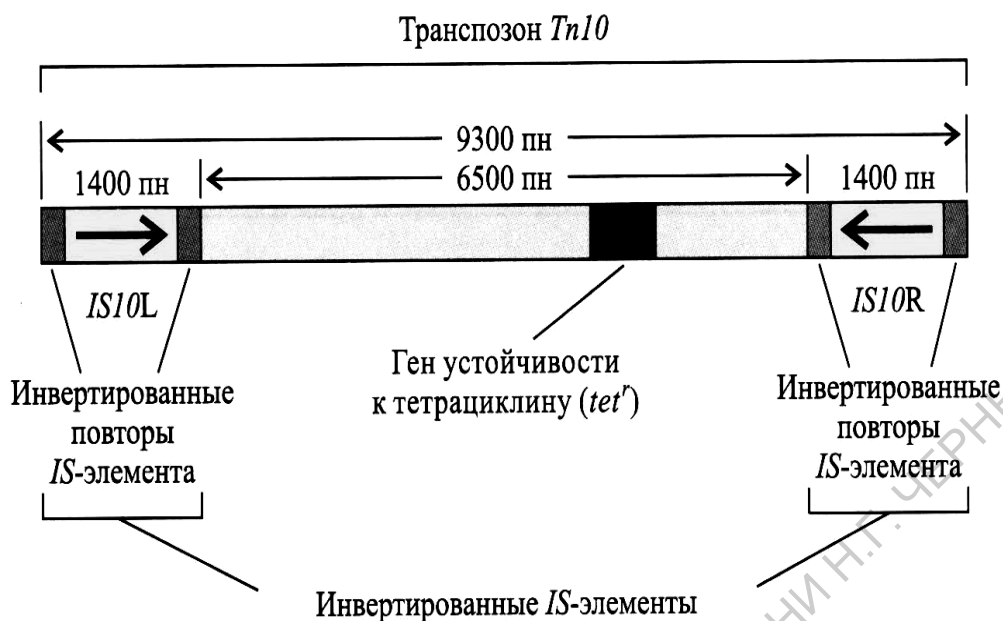


Рис.5.2. Структура сложного (composite) транспозона *Tn10* в геноме *E. coli*. Центральный район, несущий ген или гены сопротивляемости к тетрациклину, фланкирован прямыми или инвертированными IS-элементами. В свою очередь IS-элементы имеют собственные терминальные инвертированные повторы (Russell, 1998)

4. Простые транспозоны. Нуклеотидные последовательности и их функции.

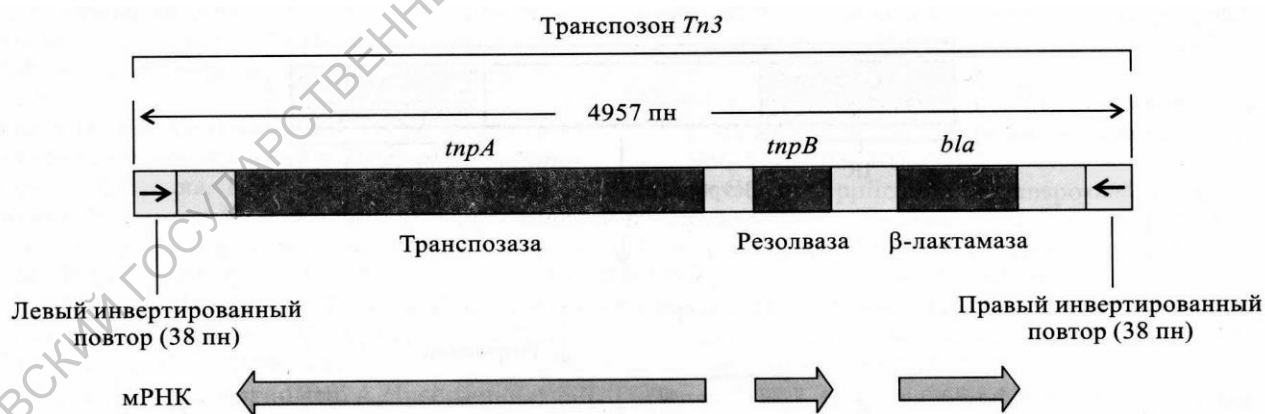


Рис.5.3. Структура несложного (noncomposite) транспозона *Tn3*. В центральном районе имеется три гена: *bla* кодирует β-лактамазу (разрушает антибиотики, такие как пенициллин или ампициллин), *tnpA* — транспозазу, *tnpB* — резолвазу (вовлечена в процесс транспозиции). Короткие инвертированные повторы на концах не связаны с IS-элементами (Russell, 1998)

5. Основные типы транспозиции. Коинтеграционная и консервативная (нерепликативная) транспозиции.

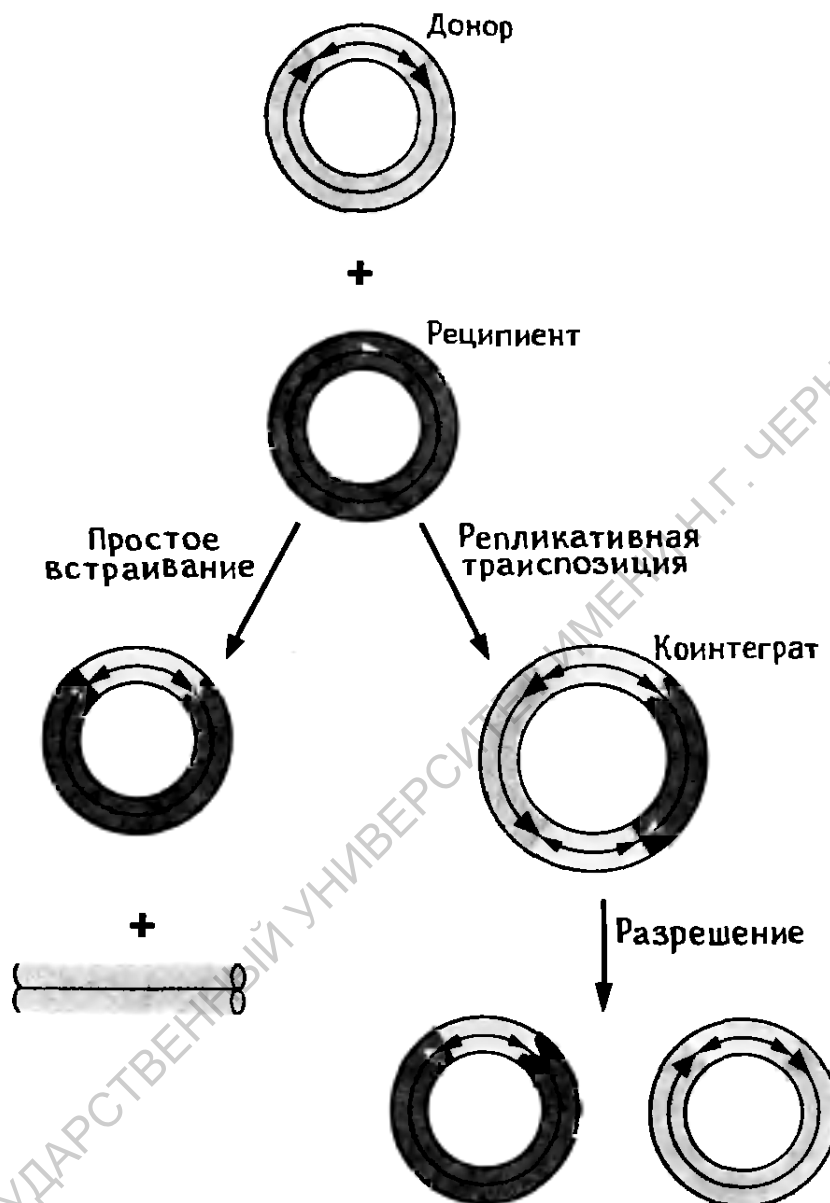


Рис. 5.4. Два возможных способа встраивания мобильного элемента в новый локус. При первом способе – простом встраивании мобильный элемент перемещается от донора к реципиенту без репликации. Кольцевая донорная ДНК утрачивает элемент, и его дальнейшая судьба неизвестна. Сайт-мишень реципиента дуплицируется независимо от способа встраивания. При втором способе образуется промежуточный коинтегра́т с дупликацией мобильного элемента; последний затем диссоциирует на два продукта, каждый из которых содержит копию мобильного элемента (Сингер, Берг, 19986)

6. Механизмы репликативной и нерепликативной транспозиций на основе одной промежуточной структуры.

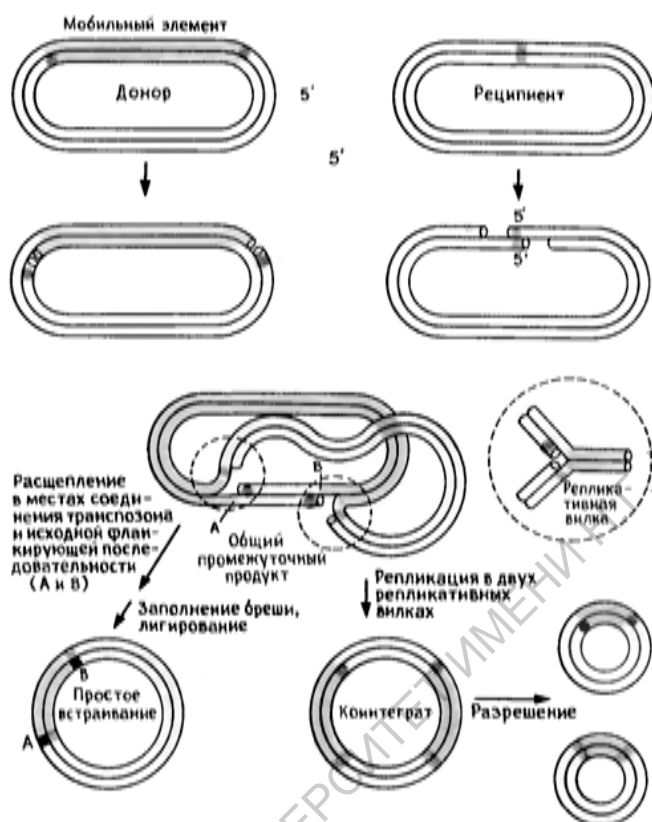


Рис.5.5. Репликативная и нерепликативная транспозиции на основе одной промежуточной структуры (Сингер, Берг, 1998б)

7. Вырезание транспозонов и его последствия.

8. Ретротранспозоны класса I, их основные свойства.

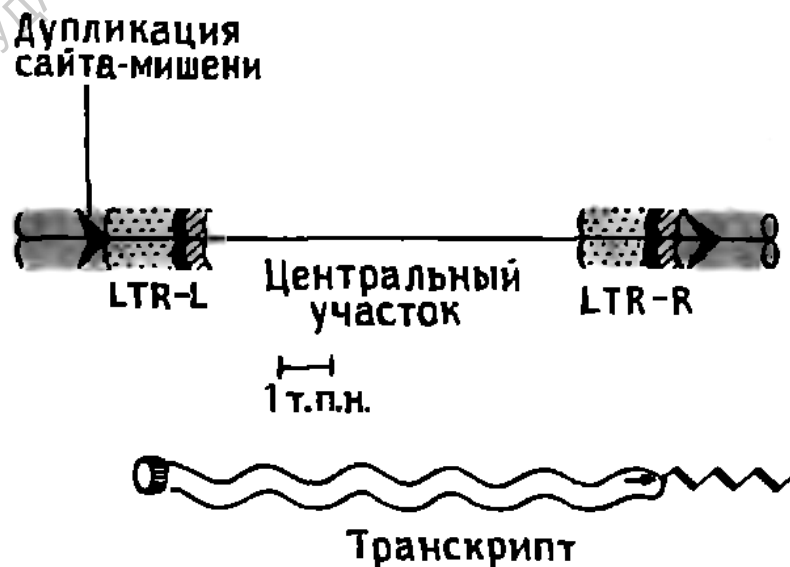


Рис.5.6. Типичный ретротранспозон класса I и его траскрипт (Сингер, Берг, 1998б)

9. Контролирующие элементы кукурузы. Особенности структуры, последствия встраивания.

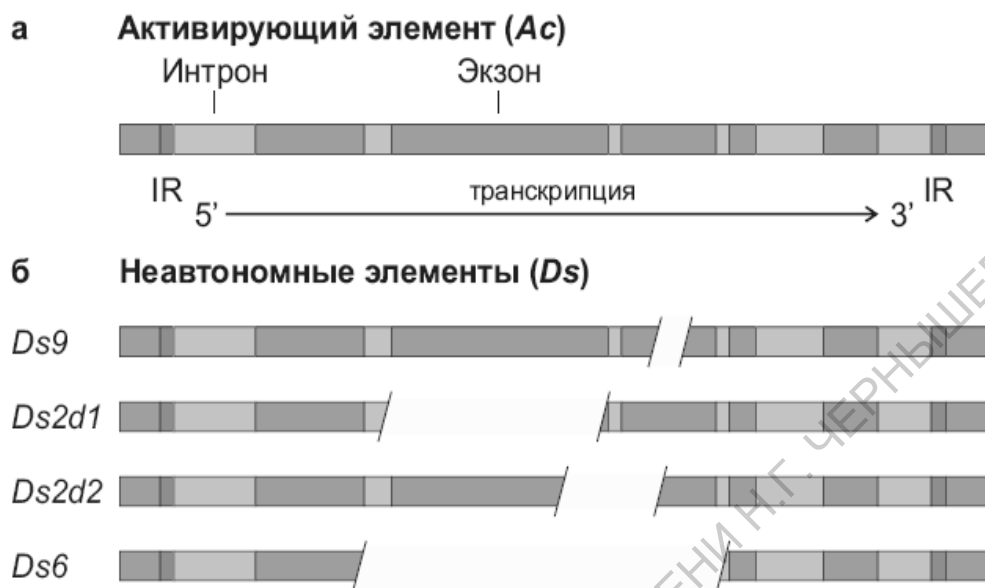


Рис. 5.7. Структура автономного Ac-элемента (а) и неавтономных Ds -элементов (б) у кукурузы (Russell, 1998)

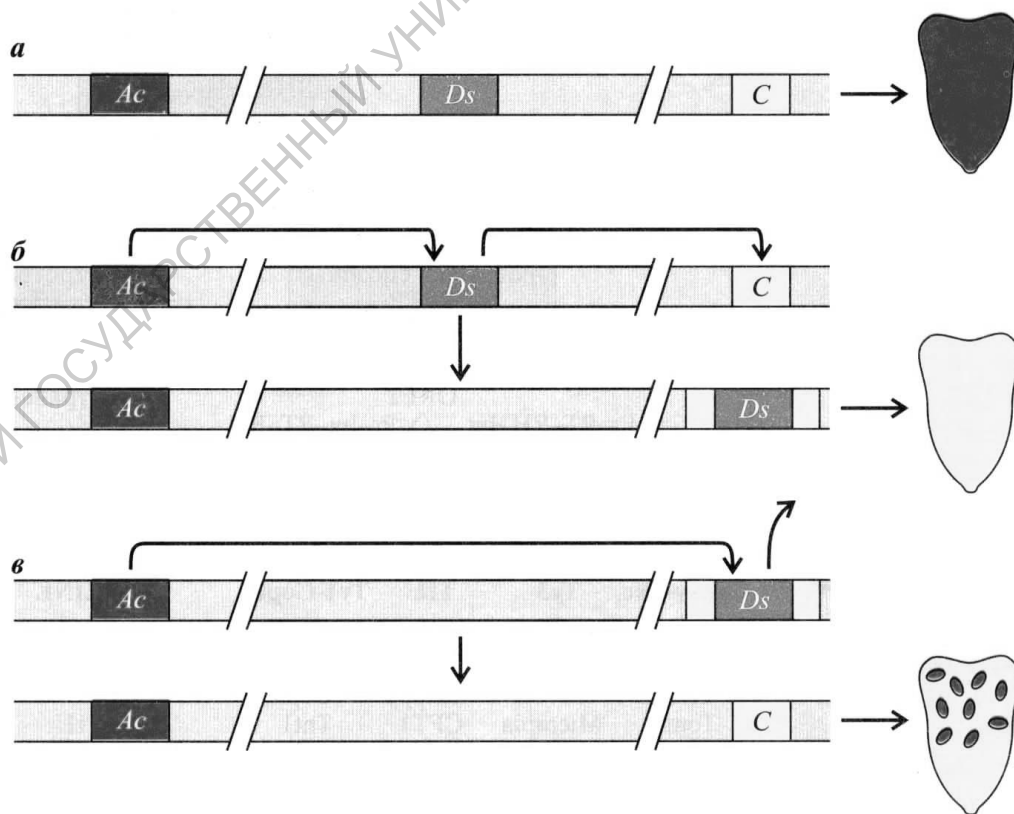


Рис.5.8. Изменение окраски зерна под влиянием перемещений Ac-Ds элементов (Russell, 1998)

10. Р-элементы дрозофилы.

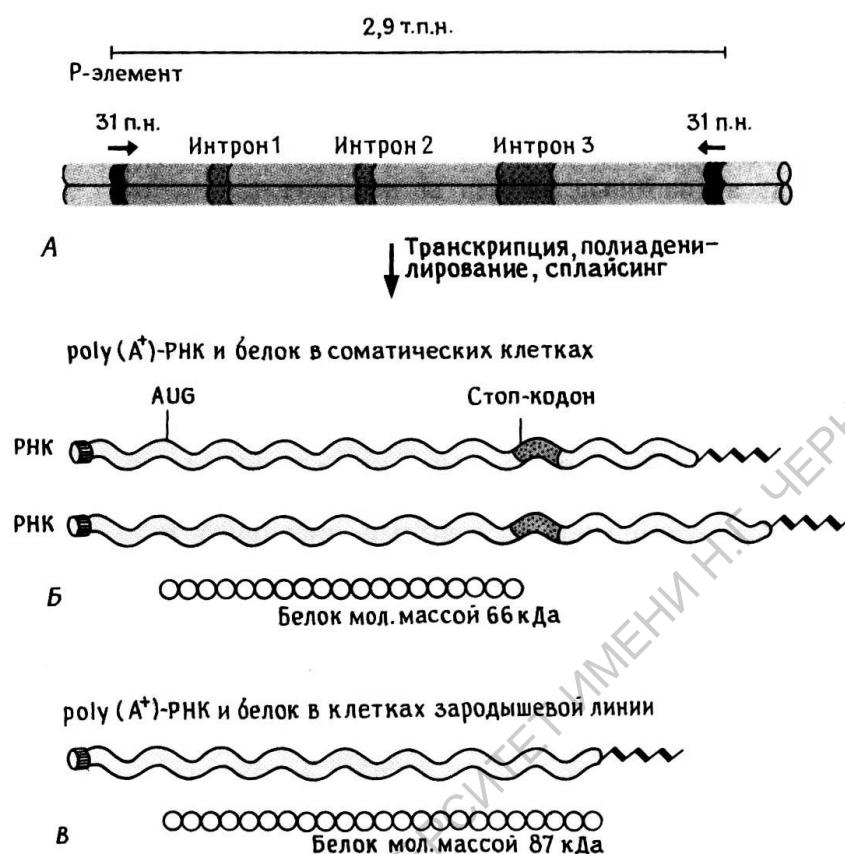


Рис.5.9. Структура полноразмерного Р-элемента дрозофилы (Сингер, Берг, 1998б)

11. Ту-элементы дрожжей. Особенности структуры, последствия встраивания.

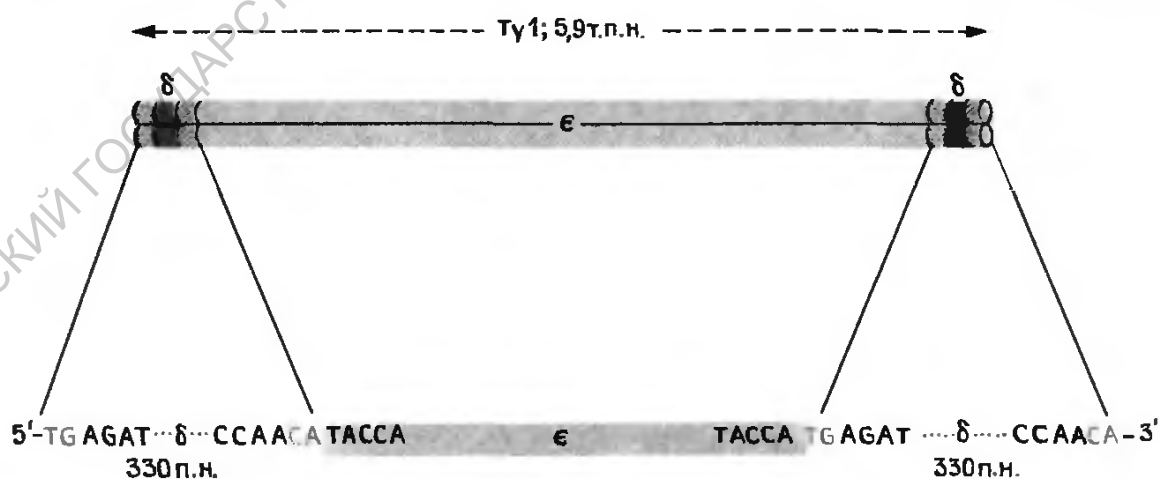


Рис. 5.10. Ретротранспозоны Ту у дрожжей (Сингер, Берг, 1998б)

12. Сoria-подобные элементы дрозофилы. Особенности структуры, последствия встраивания.

13. IAP-последовательности у мышей.

14. Ретротранспозоны класса II. Общая характеристика.

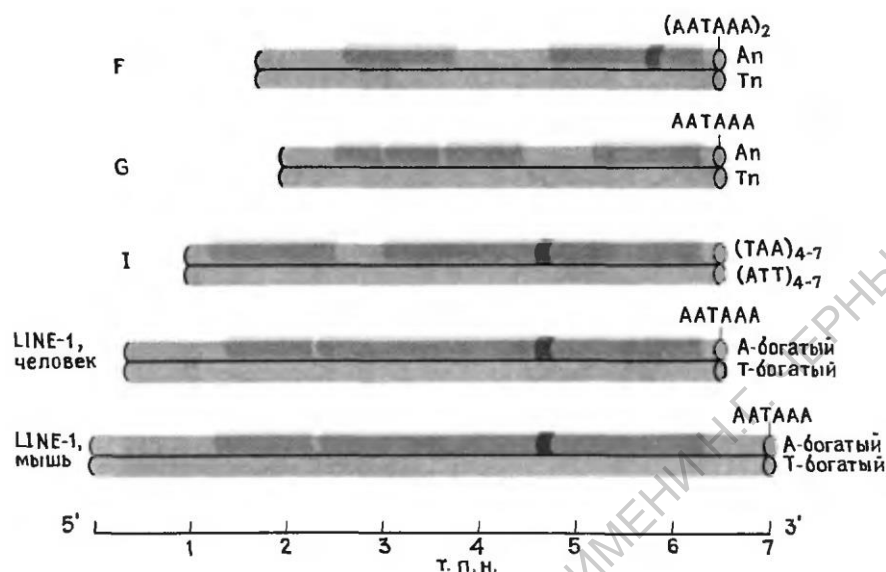


Рис.5.11. Структура ретротранспозона класса II. Длинные открытые рамки считывания выделены цветом; отмечены участки, обнаруживающие гомологию с последовательностями, кодирующими обратные транскриптазы (Сингер, Берг, 1998б)

15. Ретрогены, особенности структуры и транспозиции. Вероятные пути возникновения.

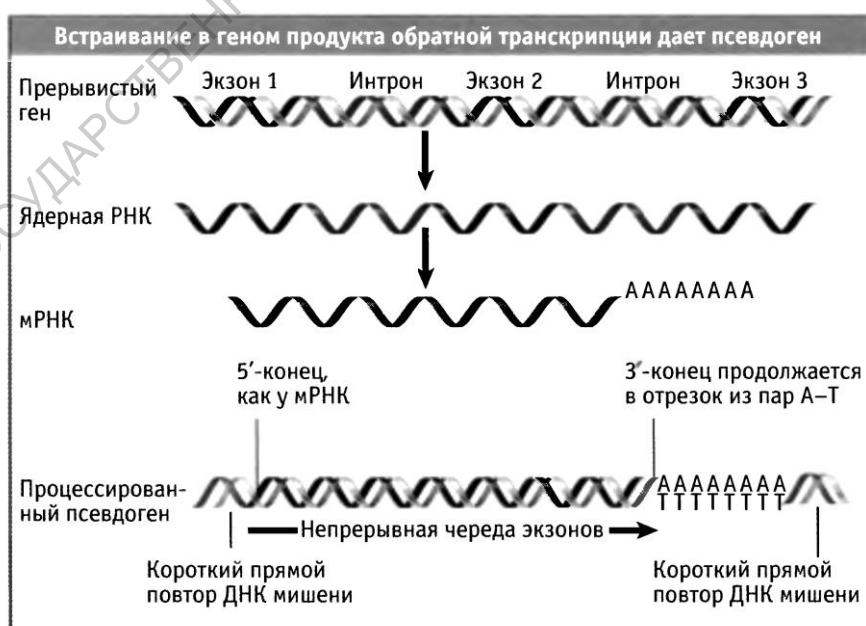


Рис.5.12. Процессированные псевдогены возникают вследствие встраивания двухцепочечных продуктов обратной транскрипции мРНК в геном (Льюин, 2012)

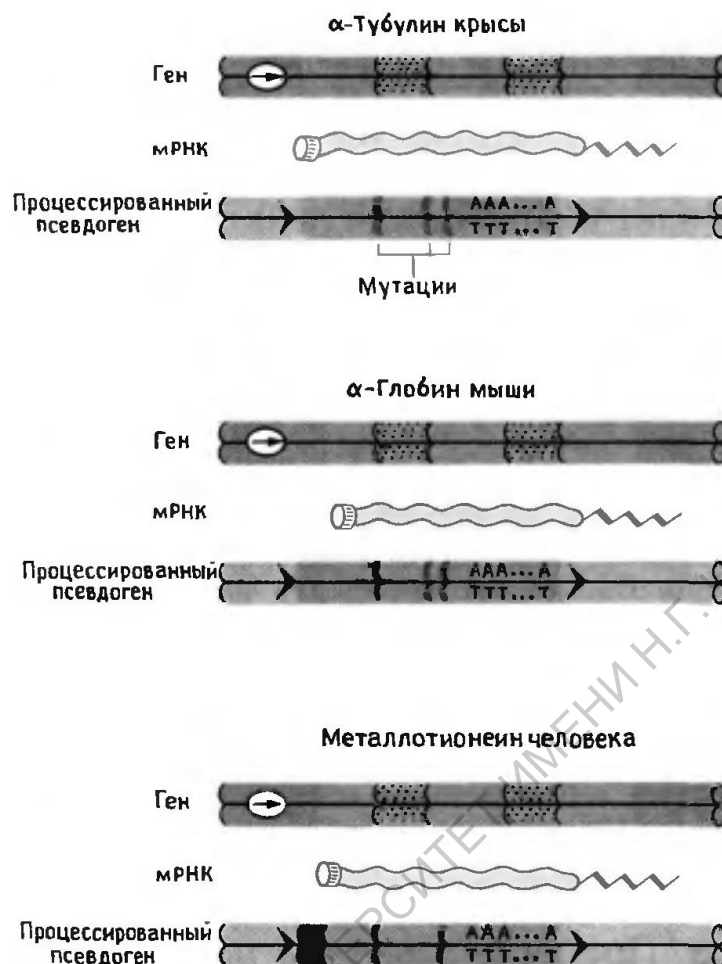


Рис.5.13. Сравнение структуры полипептидных генов и их процессированных псевдогенов (Сингер, Берг, 1998б)

Задачи для самоконтроля

Заполните пропуски в следующих утверждениях.

1. _____ – последовательности ДНК, способные перемещаться из одного места генома в другое.
2. Простейшие транспозирующие элементы получили название _____.
3. _____ – это мобильные элементы, несущие помимо генов, связанных с транспозицией, также маркеры, например, лекарственной устойчивости.
4. Концы транспозонов представляют собой, как правило, _____ повторы, а примыкающие последовательности ДНК хозяина являются _____ повторами.
5. Встраивание транспозирующегося элемента в геномный локус приводит к _____ сайта-мишени.
6. Встраивание подвижного элемента в ДНК хозяина сопровождается образованием промежуточной структуры, называемой _____, включающего всю донорную и реципиентную ДНК, а также копии транспозирующегося элемента.

7. В ходе _____ транспозиции донорный генотип, несущий транспозирующийся элемент, сливается с реципиентной молекулой ДНК.

8. При _____ транспозиции происходит полная дупликация транспозирующегося элемента.

9. Место встраивания мобильного элемента называется _____.

10. В норме реакция разрешения коинтеграта при транспозиции Tn3 происходит только путем _____ рекомбинации при участии белка _____.

11. Разрешение коинтеграта может происходить путем гомологичной рекомбинации между двумя копиями транспозона с участием _____ аппарата *E.coli*.

12. При типе транспозиции, называемом _____, мобильный элемент Tn перемещается от донора к реципиенту без репликации.

13. _____ рекомбинация между дублированными сайтами приводит к вырезанию мобильного элемента и восстановлению исходного сайта-мишени.

14. В репликативной транспозиции Tn3 задействованы белковые продукты его собственных генов, а также _____ аппарат клетки хозяина.

15. Узнавание концов транспозона, ступенчатое разрезание и соединение концов транспозона с ДНК-мишенью осуществляет сайт-специфический фермент _____, закодированный в самом транспозоне.

16. В бактериальной клетке имеются особые кольцевые внехромосомные молекулы ДНК, способные к автономной репликации, они называются _____.

17. Бактериальные плазмиды, содержащие гены и регуляторные области, необходимые для переноса плазмид из одной клетки в другую, называются _____ плазмидами.

18. _____ плазмиды в присутствии трансмиссивных плазмид способны приобретать способность к передаче в другие клетки.

19. Бактериальные плазмиды, способные передаваться из одной клетки в другую называются _____ плазмидами.

20. Плазмиды, способные интегрироваться в бактериальную ДНК, либо находиться в автономном внехромосомном состоянии, называются _____.

21. При скрещивании самцов дрозофилы Р-линии с самками М-линии в потомстве появляются мухи, для которых характерен _____, что выражается в стерильности, наличии большого числа мутаций, хромосомных aberrаций в клетках зародышевого пути.

22. Р-элементы имеют сходство с транспозонами Tn3, так как содержат концевые _____ и гены, кодирующие факторы транспозиции и репрессии функций Р-элементов.

23. В потомстве от скрещивания Р-самцов и Р-самок дисгенез _____.

24. Экспрессия генов Р-элементов и гибридный дисгенез не блокируется, если Р-элементы попадают в цитоплазму _____-самок.

25. Мобильные элементы, впервые обнаруженные при генетических исследованиях кукурузы, получили название _____ элементы.

26. _____ контролирующие элементы наследуются нестабильно и способны к независимому вырезанию и транспозиции.

27. IAP-частицы по внешнему виду напоминают ретровирусы, но они _____.

28. Встраивание IAP-элемента приводит к повышению уровня экспрессии соседнего с ним гена, что связано с наличием в элементе двунаправленных _____ и _____.

29. Ретротранспозоны класса II во многом сходны с ретровирусами и ретротранспозонами класса I, но у них в структуре отсутствуют _____.

30. I-элемент дрозофилы как и P-элемент способен вызывать у мух _____, получивший обозначение I-R.

31. Вся совокупность семейств ретротранспозонов класса I *Drosophila melanogaster* объединены в группу _____ элементов.

32. Встраивание copia - элемента в локус *white* дрозофилы приводит к изменению _____ у мух.

33. Одним из последствий перемещения Ty-элемента по геному может быть 50-кратное усиление транскрипции гена, примыкающего к вставке. Сверхпродукция в этом случае зависит от транскрипции Ty-элемента и наблюдается только в клетках с _____ набором хромосом.

34. Укажите правильное соответствие между мобильными элементами и их характеристикой.

Мобильные элементы	Характеристика
1. IS 2. Простые Tn 3. Сложные Tn	А. Содержат гены для их транспозиции Б. Имеют инвертированные повторы IR на концах В. Содержат гены устойчивости к антибиотикам (или другие генетические маркеры) Г. Центральная область фланкирована IS-L- и IS-R-элементами Д. Содержат участок ДНК, <i>res</i> -необходимый для транспозиции Е. Их транспозиция не связана с IS-элементами.

35. Укажите правильную последовательность основных этапов транспозиции: а) образование коинтеграта; б) заполнение бреши, лигирование; в) образование одноцепочечных разрывов в донорной и реципиентной ДНК; г) сшивка разрезанных концов 3'-концов мобильного элемента с 5'-концами реципиента; д) разрешение коинтеграта.

Укажите, какие из следующих утверждений правильные, а какие – нет. Если утверждение неверно, объясните почему.

36. Автономные контролирующие элементы вызывают при транспозиции стабильные инсерционные мутации.

37. Неавтономные контролирующие элементы обуславливают стабильные мутации. Которые становятся нестабильными в присутствии в какой-либо области генома автономного элемента того же семейства.

38. К автономным элементам можно отнести полноразмерные Р-элементы дрозофилы и *Ds*-элементы кукурузы.

39. *Ds*-элементы появляются в результате мутаций *Ac*-элементов.

40. При встраивании *Ac*- или *Ds*-элементов рядом с теми или иными генами наблюдается множество разных фенотипов.

41. Центральная часть *Ds*-элемента содержит функциональный ген транспозазы, фермента, обуславливающего его транспозицию.

42. Встраивание *Ds*- и *Ac*-элементов сопровождается инверсией сайта мишени.

43. Полноразмерный Р-элемент обеспечивает вырезание дефектного элемента, находясь в транс-положении по отношению к нему.

44. Контролирующий элемент способствует появлению геномных мутаций.

45. Ретротранспозоны класса I содержат:

А. Длинные концевые прямые повторы LTR;

Б. Последовательности из нескольких пар оснований в конце и в начале каждого LTR представляет собой прямые повторы.

В. Транскрипция осуществляется с помощью фермента РНК-полимеразы II.

Г. Регуляторная последовательность (промоторы) и сигналы полиаденилирования находятся в центре сегмента.

Д. Промежуточным продуктом для транспозиции является РНК-транскрипт, который подвергается обратной транскрипции с образованием кДНК.

Е. В центральной части ретротранспозонов открытые рамки считывания полностью гомологичны генам провирусных белков.

Ж. Большинство ретротранспозонов, как и ретровирусы способны продуцировать инфекционные частицы.

З. Большинство ретротранспозонов приобретают способность к транспозиции при наличии фермента *транс*-действующей обратной транскриптазы.

Список рекомендуемой литературы

1. Браун Т.А. Геномы. М. Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2011. С.701–706.
2. 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.
3. Гвоздев В.А. Подвижная ДНК эукариот. Часть 2. Роль в регуляции активности генов и эволюции генома // Соросовский Образовательный Журнал. 1998. №8. С.15–29.

4. *Жимулев И.Ф.* Общая и молекулярная генетика. Новосибирск: Сибирское университетское изд-во, 2007. 478 с.
5. *Льюин Б.* Гены. М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2012. С.405–421, 533–558, 561–579.
6. *Russell P. J.* Genetics. 5th ed. Mento Park, California: Additon Wesley Longman Inc., 1998. P. 655–678.
7. *Сингер М., Берг П.* Гены и геномы. М.: Мир, 1998а. Т.1. С.230–231.
8. *Сингер М., Берг П.* Гены и геномы. М.: Мир, 1998б. Т.2 С. 227–272.

ОТВЕТЫ К ЗАДАЧАМ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

Тема 1. Геном прокариот. Регуляция генной экспрессии

- 1) в
- 2) б, г
- 3) г
- 4) оперон
- 5) промоторе
- 6) эффекторы
- 7) индукторы
- 8) регуляторного
- 9) негативном
- 10) позитивном
- 11) индуцибельные
- 12) активизирует, инактивирует
- 13) три
- 14) негативной
- 15) конститутивные
- 16) *транс*-
- 17) *цис*-
- 18) пять, EDCBA;
- 19) левее;
- 20) промотора
- 1) лидерная
- 2) триптофана, корепрессор
- 3) базальный
- 4) аттенуатор
- 5) рибосомами
- 6) неправильно, даже в отсутствии индуктора существует определенный базальный уровень выражения лактозного оперона, составляющий 0,1% от уровня индукции
- 7) правильно
- 8) неправильно, гены *trp CBA* имеются еще и внутренний промотор *trp P2*, который лежит в конце гена *trp D*
- 9) неправильно, ген *trp R* находится далеко от *trp*-оперона
- 10) неправильно. на самом деле в *trp*-опероне существует не только ρ -независимый сайт терминации (*trp t*) и ρ -зависимый сайт (*trp t'*)
- 11) правильно
- 12) правильно

Тема 2. Геном эукариот. Структура и экспрессия ядерных генов

- 1) 1б, 2в, 3г, 4а
- 2) 1б, д; 2а, в, г
- 3) а
- 4) а, в, г
- 5) б, г
- 6) б, г, д
- 7) а, в, г
- 8) а
- 9) б
- 10) г
- 11) а

- 12) б
- 13) а
- 14) в
- 15) I
- 16) III
- 17) II
- 18) полиаденилирование
- 19) GU, AG, блокирование
- 20) сплайсинг
- 21) многократной транскрипции
- 22) копий генов
- 23) амплификация
- 24) фланкирующими некодирующими, регуляторную
- 25) эгоистичной
- 26) длина линейной ДНК.
- 27) не может
- 28) общие факторы транскрипции
- 29) РНК-полимераза I, вспомогательные белки
- 30) кор-промотор
- 31) Sall-бокс
- 32) перед
- 33) 3'-, 28S рРНК
- 34) выше
- 35) репликации
- 36) отсутствует
- 37) ранней
- 38) Tag (большой)
- 39) поздней
- 40) энхансер
- 41) РНК-полимераза II, содержат
- 42) РНК-полимеразы III, не содержит
- 43) внутри, внутреннего
- 44) вторичной
- 45) позвоночных животных
- 46) GC/CG
- 47) Z
- 48) инактивация, импринтинг
- 49) цитоплазме
- 50) сплайсинге
- 51) НТО
- 52) АТФ-азной
- 53) РНК-хеликазы
- 54) сплайсомой
- 55) 2ⁿ
- 56) альтернативного
- 57) в,а,г,б
- 58) 1 А,В,Д,З,К,Л; 2 Б,Г,Е,Ж,И,М
- 59) 1 А,В; 2Б, Г; 3В
- 60) 1б, Е, Ж; 2А, В, Г, Д,Е
- 61) неправильно, поли (А)-хвост присоединяется в ходе отдельной посттранскрипционной реакции
- 62) правильно

- 63) правильно
- 64) неправильно, количество мРНК зависит от частоты инициации транскрипции
- 65) неправильно, регуляция осуществляется за счёт взаимодействий между специфическими последовательностями и белками
- 66) неправильно, каждый из элементов обладает низкой энхансерной активностью, но все вместе они вносят вклад в суммарную активность энхансера
- 67) неправильно, промоторы вирусов состоят из регуляторных элементов, окружающих точку начала транскрипции, занимая область в 300 п.н; против хода транскрипции
- 68) правильно
- 69) правильно
- 70) неправильно, аденин (А) интрона не образует комплементарной пары с урацилом (У) и не входит в состав двойной спирали U2-мРНК
- 71) правильно
- 72) неправильно, участие разных U-мРНК в сплайсинге основано на комплементарном взаимодействии их некоторых участков с отдельными последовательностями интронов и друг с другом
- 73) правильно
- 74) неправильно, процессинг предшественников мРНК не характерен для бактериальных клеток, хотя случаи процессинга обнаружены, например, при транскрипции генов, кодирующих рибосомные белки и субъединиц РНК-полимеразы (β и β')
- 75) правильно

Тема 3. Мобильные элементы про- и эукариот

- 1) мобильные элементы
- 2) IS-элементы, инсерционные последовательности
- 3) транспозоны
- 4) инвертированные, прямые
- 5) дубликации
- 6) коинтеграция
- 7) коинтеграционной
- 8) репликативной
- 9) сайт-мишень
- 10) сайт-специфической, резолвазы
- 11) рекомбинационного
- 12) простое встраивание
- 13) гомологичной
- 14) репликативный
- 15) транспозаза
- 16) плазмиды
- 17) самотрансмиссивными
- 18) мобилизуемые
- 19) трансмиссивными
- 20) эписомы
- 21) гибридный дисгенез
- 22) инвертированные повторы
- 23) не проявляется
- 24) М
- 25) контролируемые
- 26) автономные
- 27) не инфекционны
- 28) промоторов, энхансера
- 29) концевые повторы

- 30) гибридных дисгенез
31) сорта-
32) цвета глаз
33) гаплоидным;
34) 1А; 2А,Б,В,Д,Е; 3А,В,Г
35) в,г,б,а,д
36) неправильно, они вызывают нестабильные мутации, т.к. способны к независимому вырезанию и транспозиции
37) правильно
38) неправильно, к автономным элементам можно отнести лишь Р-элементы, т.к. Ds-элементы являются неавтономными и стабильны лишь в присутствии Ac-элементов
39) правильно
40) правильно
41) неправильно, функциональный ген транспозазы содержит Ac-элемент
42) неправильно, такое встраивание сопровождается дупликацией, при этом появляются прямые повторы, размером 8 п.н.
43) правильно
44) неправильно, это хромосомные перестройки
45) А. Правильно
Б. Неправильно, эти повторы – инвертированные
В. Правильно
Г. Неправильно, в LTR
Д. Правильно
Е. Неправильно, не полностью – ретротранспозонов отсутствует ген *env*, кодирующий белок оболочки вириона
Ж. Неправильно, ретротранспозоны не обладают такой способностью, т.к. у них отсутствует ген *env*
З. Правильно

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
Тема 1. ГЕНОМ ПРОКАРИОТ. РЕГУЛЯЦИЯ ГЕННОЙ ЭКСПРЕССИИ.....	5
Вопросы к семинару.....	5
Задачи для самоконтроля.....	14
Список рекомендуемой литературы.....	15
Тема 2. ГЕНОМ ЭУКАРИОТ. СТРУКТУРА И ЭКСПРЕССИЯ ЯДЕРНЫХ ГЕНОВ.....	16
Вопросы к семинару.....	16
Задачи для самоконтроля.....	33
Список рекомендуемой литературы.....	38
Тема 3 МОБИЛЬНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ПРО- И ЭУКАРИОТ.....	40
Вопросы к семинару.....	40
Задачи для самоконтроля.....	47
Список рекомендуемой литературы	50
Ответы к задачам для самоконтроля	52

Учебное издание

Алаторцева Татьяна Алексеевна

ГЕНОМЫ ПРО- и ЭУКАРИОТ.
РЕГУЛЯЦИЯ ЭКСПРЕССИИ ГЕНОВ.
ГЛАВЫ МОЛЕКУЛЯРНОЙ ГЕНЕТИКИ В СХЕМАХ, РИСУНКАХ И ВОПРОСАХ

*Учебно-методическое пособие
для студентов биологического факультета*

Формат. Объем 3,2 п.л.
