

**Т.А. Алаторцева**

**СТРУКТУРА ГЕНОМОВ  
КЛЕТОЧНЫХ ОРГАНЕЛЛ.  
ГЛАВЫ МОЛЕКУЛЯРНОЙ ГЕНЕТИКИ В СХЕМАХ,  
РИСУНКАХ И ВОПРОСАХ**

Алаторцева Т.А.

Структура геномов клеточных органелл. Главы молекулярной генетики в схемах, рисунках и вопросах: Учебно-методическое пособие. – Саратов, 2017. – 49 с.

Цель серии пособий «Главы молекулярной генетики в схемах, рисунках и вопросах» – с помощью иллюстративного материала объяснить сложную организацию наследственного аппарата и суть генетических процессов, происходящих на молекулярном уровне. В данном выпуске представлен материал, который иллюстрирует структуру геномов клеточных органелл: митохондрий и хлоропластов. В пособии также представлены 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

Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского

Т.А. Алаторцева

**СТРУКТУРА ГЕНОМОВ  
КЛЕТОЧНЫХ ОРГАНЕЛЛ.  
ГЛАВЫ МОЛЕКУЛЯРНОЙ ГЕНЕТИКИ В СХЕМАХ,  
РИСУНКАХ И ВОПРОСАХ**

*Учебно-методическое пособие  
для студентов биологического факультета*

САРАТОВ  
2017

## 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 геномов клеточных органелл.

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. МИТОХОНДРИАЛЬНЫЙ ГЕНОМ

## Вопросы к семинару

1. Структурная организация митохондриального генома клеток человека и животных.

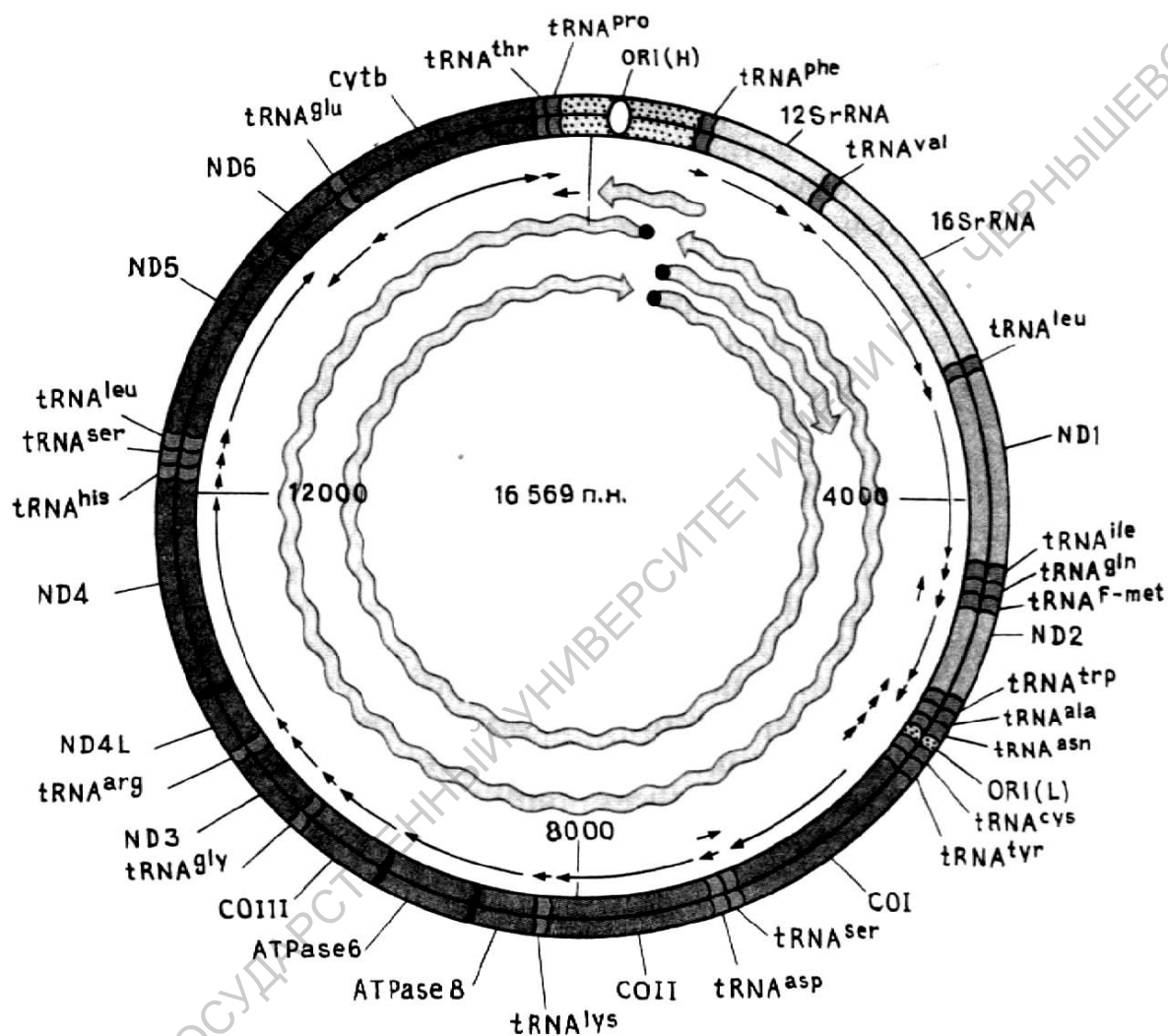


Рис.1.1. Митохондриальная ДНК человека. Показано, что с Н-цепи как матрицы транскрибируются две РНК (по часовой стрелке). Из короткого РНК-транскрипта образуется рРНК, а из длинного-мРНК и большинство тРНК. На L-цепи образуется только один полноразмерный транскрипт. Ген 7S-РНК транскрибируется против часовой стрелки в непосредственной близости к сайту инициации (Сингер, Берг, 1998)

Таблица 1.1. Основные характеристики митохондриального генома человека

Признаки	Характеристика
Форма молекул ДНК	кольцевая двуспиральная, суперскрученная
Длина молекулы мтДНК	16,5 тпн
Интроны	нет
Репликации	с образованием D-петли на H-цепи
Гены мтДНК	<ul style="list-style-type: none"> <li>• 12S-рРНК, 16S-РНК</li> <li>• тРНК (22)</li> <li>• трёх субъединиц цитохром-с-оксидазы</li> <li>• шестой и восьмой субъединиц АТФ-синтетазы</li> <li>• 7 субъединиц NADH-дегидрогеназы</li> </ul>
Процессинг	<ul style="list-style-type: none"> <li>• полиаденилирование мРНК,</li> <li>• кэп – нет,</li> <li>• сплайсинга – нет,</li> <li>• тРНК приобретают ССА на 3'-конце</li> </ul>
Генетический код	отличается от универсального

## 2. Репликация мтДНК.

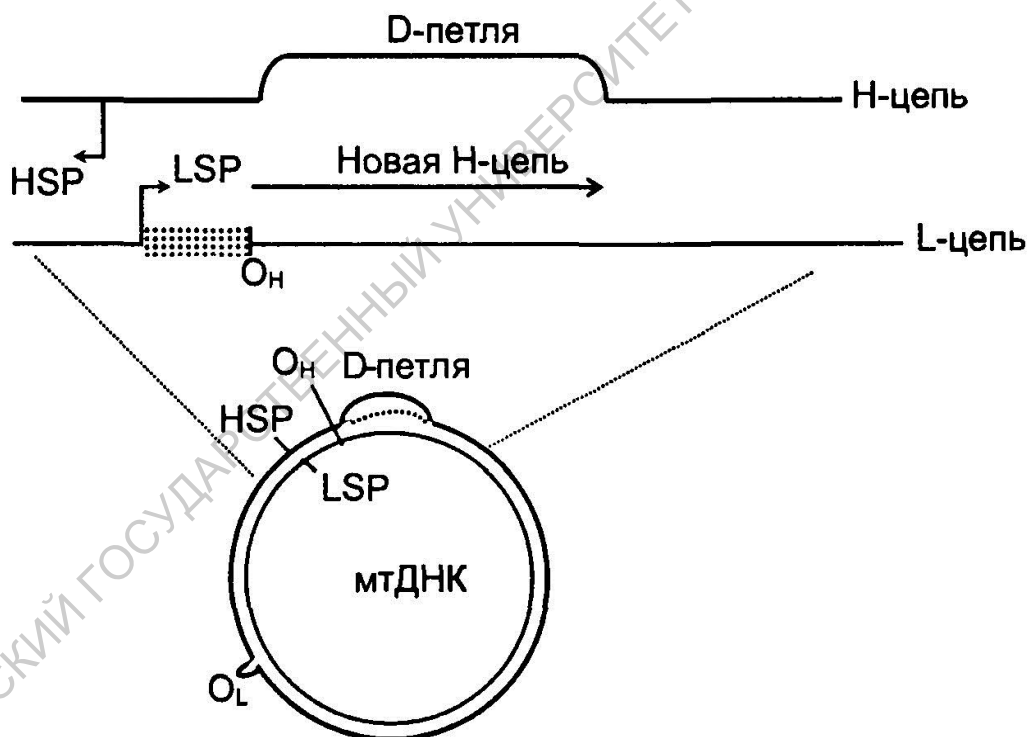


Рис. 1.2. Схема организации D-петли митохондриального генома позвоночных. В верхней части D-петля в большем масштабе. Новая H-цепь связывается с родительской L-цепью и вытесняет старую H-цепь с образованием D-петли. Промоторы HSP и LSP у всех исследованных позвоночных находятся перед точкой начала репликации H-цепи (O<sub>H</sub>). LSP-транскрипты участвуют и в экспрессии генов, кодируемых L-цепью, и в репликации ДНК, образуя праймеры для O<sub>H</sub> – заштрихованный прямоугольник (Даниленко, Давыденко, 2003)

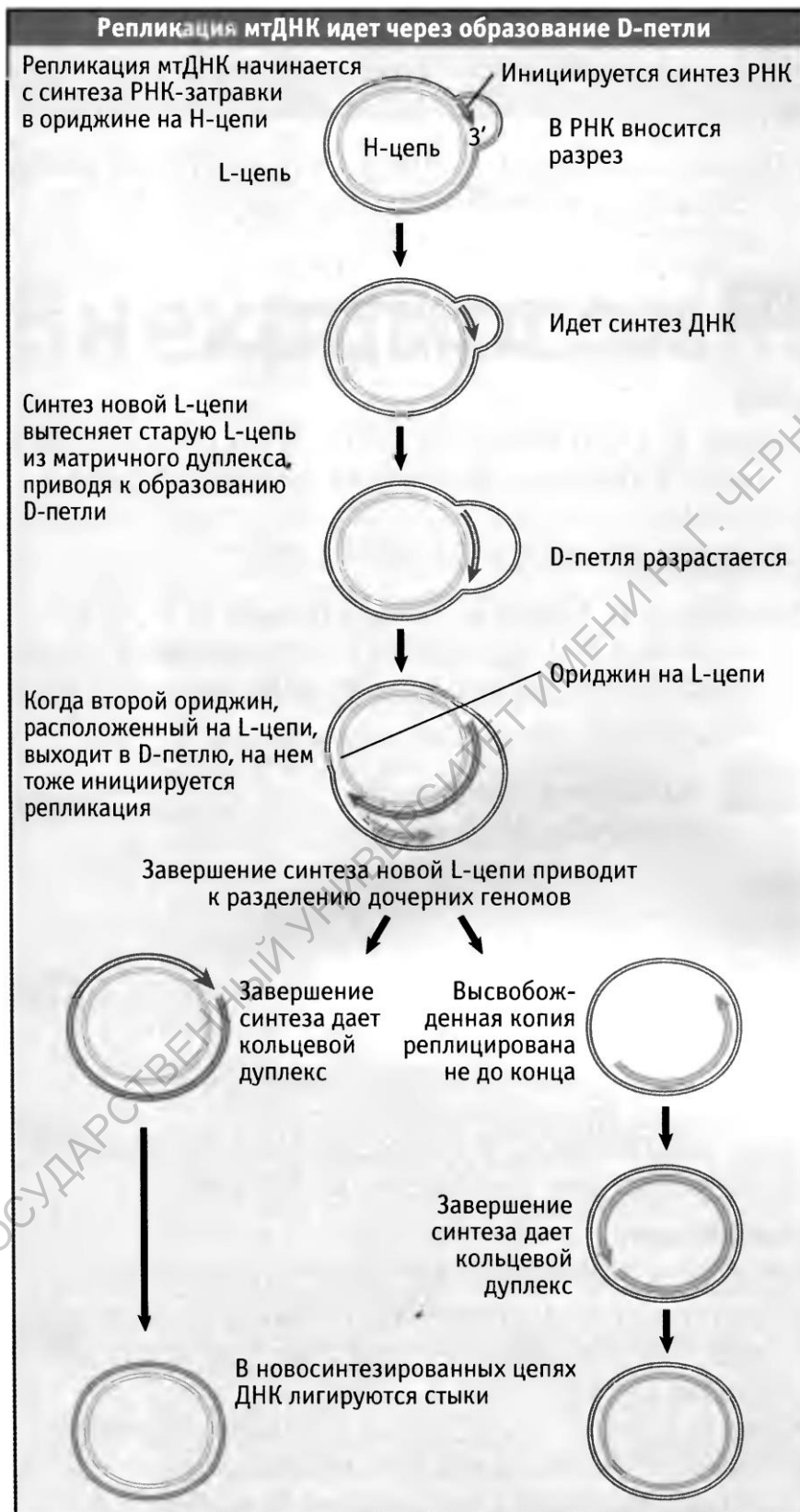


Рис.1.3. В митохондриях млекопитающих каждая цепь кольцевого дуплекса ДНК имеет свой собственный ориджин репликации. Во время репликации митохондриальной ДНК раскрытие матричного дуплекса поддерживается D-петлей (Льюин, 2012)

Таблица 1.2. Участие ферменты, белковых факторов и ДНК-блоков в репликации митохондриальной ДНК животных (Даниленко, Давыденко, 2003)

Этап	Ферменты, белковые факторы, ДНК-блоки	Функция
Образование D-петли (ДНК <sub>L</sub> -новая ДНК-ДНК <sub>H</sub> )	ДНК-полимераза $\gamma$ , TAS	LSP-транскрипт служит праймером для репликации H-цепи мтДНК, TAS служит сигналом терминации репликации
Репликация мтДНК	Хеликаза, ДНК-полимераза, SSB-белок	ДНК локально расплетается, реплицируется H-цепь, затем и L-цепь

### 3. Структура и функции митохондриальных генов позвоночных животных и человека.

Таблица 1.3. Гены митохондриальной ДНК животных (Даниленко, Давыденко, 2003)

Компоненты митохондрий	Гены
Рибосомальная РНК	<i>rns (16S), rnl (12S)</i>
Транспортные РНК	22
Цитохром <i>b</i> (комплекс III)	<i>cyt b</i>
Цитохром <i>c</i> оксидаза (комплекс IV)	<i>cox1, cox2, cox3</i>
АТФ-синтаза	<i>atp6, atp 8</i>
Дыхательная цепь NADH-дегидрогеназы	<i>nd1, nd2, nd3, nd4l, nd4, nd5, nd6</i>

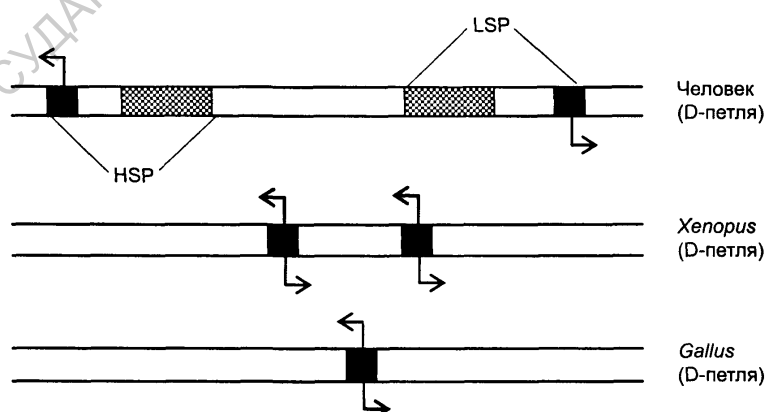


Рис. 1.4. Сравнение структуры промоторов митохондриальных ДНК трех классов позвоночных. Единственными основными промоторами митохондриального генома позвоночных являются промоторы D-петли. В отличие от однонаправленных промоторов человека у земноводных и птиц (*Xenopus*, *Gallus*) промоторы двунаправленные (Даниленко, Давыденко, 2003)



Таблица 1.4. Последовательность процессов и факторы, участвующие в транскрипции и процессинге мтРНК животных (Даниленко, Давыденко, 2003)

Этап	Ферменты, белковые факторы, ДНК-блоки	Функция
Инициация транскрипции на LSP	мРНК-полимераза, mtTFA, mtTFB	ДНК локально расплетается выше сайта LSP и начинает транскрибироваться
Образование R-петли (ДНК-РНК-ДНК)	Консервативные ДНК-блоки: CSB I, CSB II, CSB III	Формируется правильная РНК-структура для последующего процессинга
Процессинг LSP- транскрипта	РНКаза MRP, CSB I	Расщепляет РНК-транскрипт в сайте O <sub>H</sub>

#### 4. Регуляция экспрессии генов в митохондриях человека и животных. Влияние ядра на функционирование митохондриального генома.

Таблица 1.5. Продукты экспрессии основных ядерных генов, участвующих в репликации и транскрипции митохондриального генома млекопитающих (Даниленко, Давыденко, 2003)

Фактор транскрипции и репликации	Ген	Хромосома	Источник
Эндонуклеаза G	ENDOG	9q34.1	Tiranti et al., 1997
МтДНК-полимераза $\gamma$	POLG	15q24-q26	Graves et al., 1998
МтРНК-полимераза	POLMRT	19p13.3	Tiranti et al., 1997
SSB-белок	SSBP	7q34	Tiranti et al., 1993
Митохондриальный фактор транскрипции A (mtTFA)	TFAM (TCF6)	10q21	Fisher et al., 1989; Shadel, Clayton, 1997
Факторы РНК процессинга (РНКаза MRP)	RMRP	9p21-p12	Shadel, Clayton, 1997

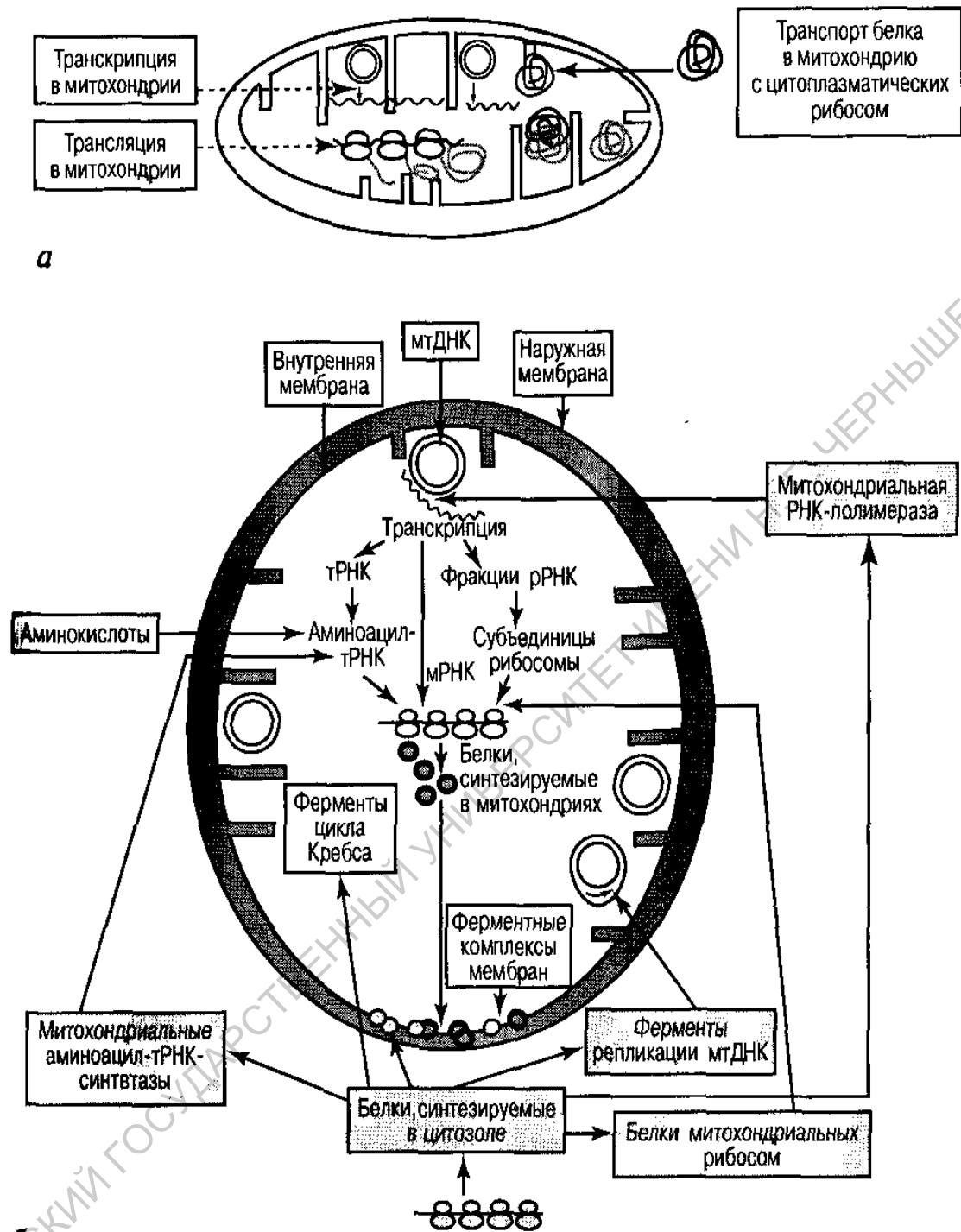


Рис. 1.5. Взаимодействие ядра и митохондрий: а – белковые комплексы митохондрий образуются из продуктов экспрессии ядерных и митохондриальных генов, б – взаимодействие генетических систем ядра и митохондрий (Иванов, 2006)

5. Трансляция. Митохондриальный генетический код. Особенности узнавания кодонов тРНК.

Таблица 1.6. Митохондриальные кодоны и антикодоны у человека\*

Кодон	Антикодон	Кодон	Антикодон	Кодон	Антикодон	Кодон	Антикодон
UUU UUC	phe AAG	UCU UCC UCA UCG	ser AGU	UAU UAC	tyr AUG	UGU UGC	cys ACG
UUA UUG	leu AAU			UAA UAG	Стоп	UGA UGG	trp ACU
CUU CUC CUA CUG	leu GAU	CCU CCC CCA CCG	pro GGU	CAU CAC	his GUG	CGU CGC CGA CGG	arg GCU
AAU AUC	ile UAG	ACU ACC ACA ACG	thr UGU	CAA CAG	gln GUU		
AAU AUC AUA AUG	met UAC			AAA AAG	lys UUU	AGA AGG	Стоп
GUU GUC GUA GUG	val CAU	GCU GCC GCA GCG	ala CGU	GAU GAC	asp CUG	GGU GGC GGA GGG	gly CCU
				GAA GAG	glu CUU		

\* Основания в кодонах перечислены в направлении 5' → 3', а антикодонов 3' → 5'. У некоторых млекопитающих кодоны AUA, AUU и AUC могут быть иницирующими и узнаются N-формилметиониновой тРНК с антикодоном 3'-UAC-5' (Сингер, Берг, 1998)

6. Структурная организация митохондриального генома грибов

Таблица 1.7. Основные характеристики митохондриального генома грибов

Признак	Характеристика
Форма молекул ДНК	Кольцевая и линейная
Длина молекулы мтДНК	До 101 тпн
Интроны	группы I и II, встречается транспозиция интронов
Репликации	с образованием D-петли на H-цепи
Гены мтДНК	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Большой и малой рРНК,</li> <li>• тРНК (24),</li> <li>• рибосомного белка,</li> <li>• цитохрома b,</li> <li>• субъединиц 6 и 9 АТФ-азы,</li> <li>• РНК-матуразы,</li> <li>• цитохом- с-оксидазы I, II, III,</li> <li>• белков, подобных обратной транскриптазе</li> </ul>
Процессинг	сплайсинг, участвуют матуразы
Генетический код	отличается от универсального

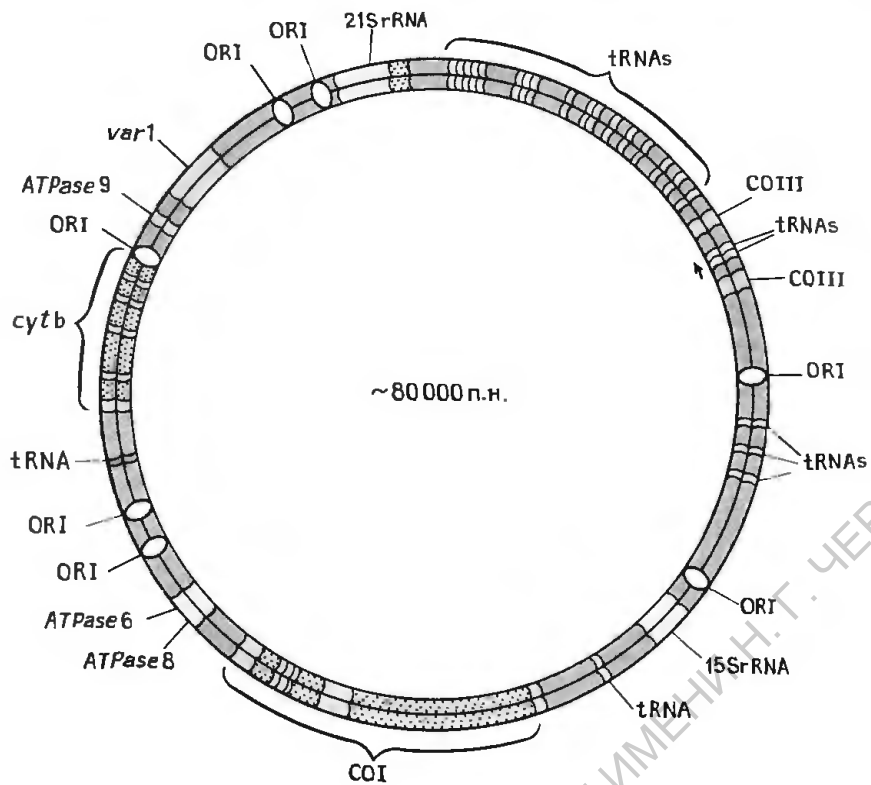


Рис. 1.6. Митохондриальная ДНК дрожжей *S. cerevisiae*. Транскрипция в основном идет по часовой стрелке; единственное известное исключение-транскрипция генов тРНК, начинающаяся в районе двух часов, отмечена стрелкой. (Сингер, Берг, 1998)

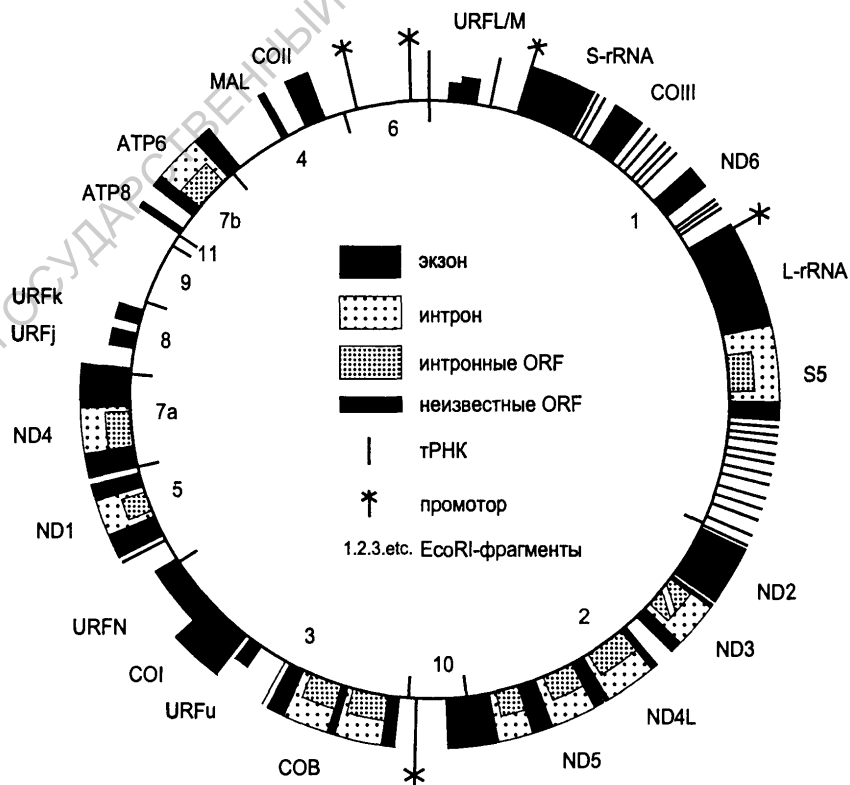


Рис. 1.7. Карта митохондриальной ДНК *Neurospora* (Даниленко, Давыденко, 2003)

## 7. Репликация мтДНК грибов. Локализация *ori* - сайтов



Рис. 1.8. Схематическая структура *ori* последовательности. А,В, С – ГЦ- кластеры,  $r^*$  и  $r$  – сайты, в которых репликация ДНК инициируется в обоих направлениях РНК-праймерами,  $l$  – АТ-богатый участок (Даниленко, Давыденко, 2003)

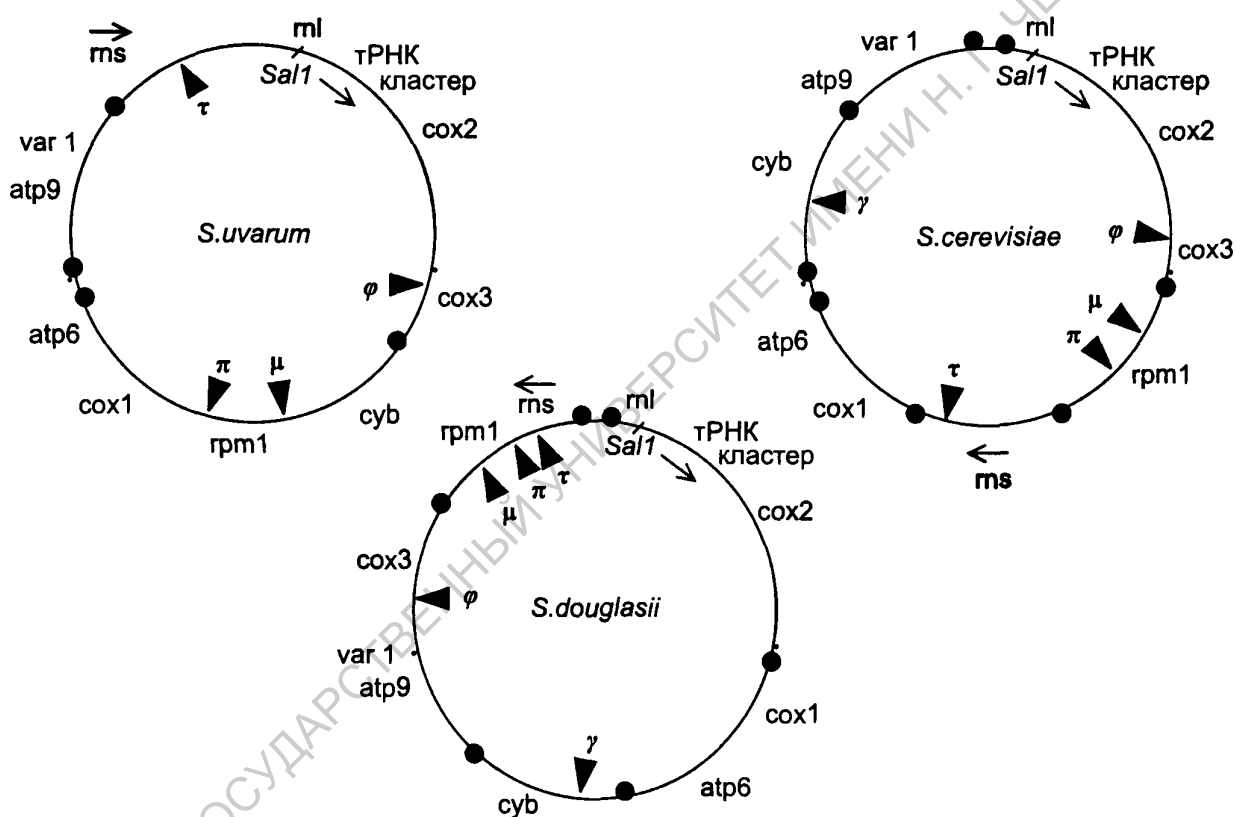


Рис. 1.9. Структурные изменения в митохондриальном геноме различных видов дрожжей. Черные кружки указывают местоположение *ori/rep*-подобных последовательностей, черные треугольники – тРНК генов ( $\gamma$  – РНК<sup>glu</sup>,  $\mu$  – РНК<sup>finet</sup>,  $\pi$  – тРНК<sup>pro</sup>,  $\phi$  – тРНК<sup>phe</sup>,  $\tau$  – тРНК<sup>trp</sup>). Стрелка внутри каждой мтДНК указывает направление для большинства транскрипционных единиц, стрелка над *rns* геном – направление транскрипции только данного гена (Даниленко, Давыденко, 2003)

## 8. Митохондриальные плазмиды *Neurospora*.

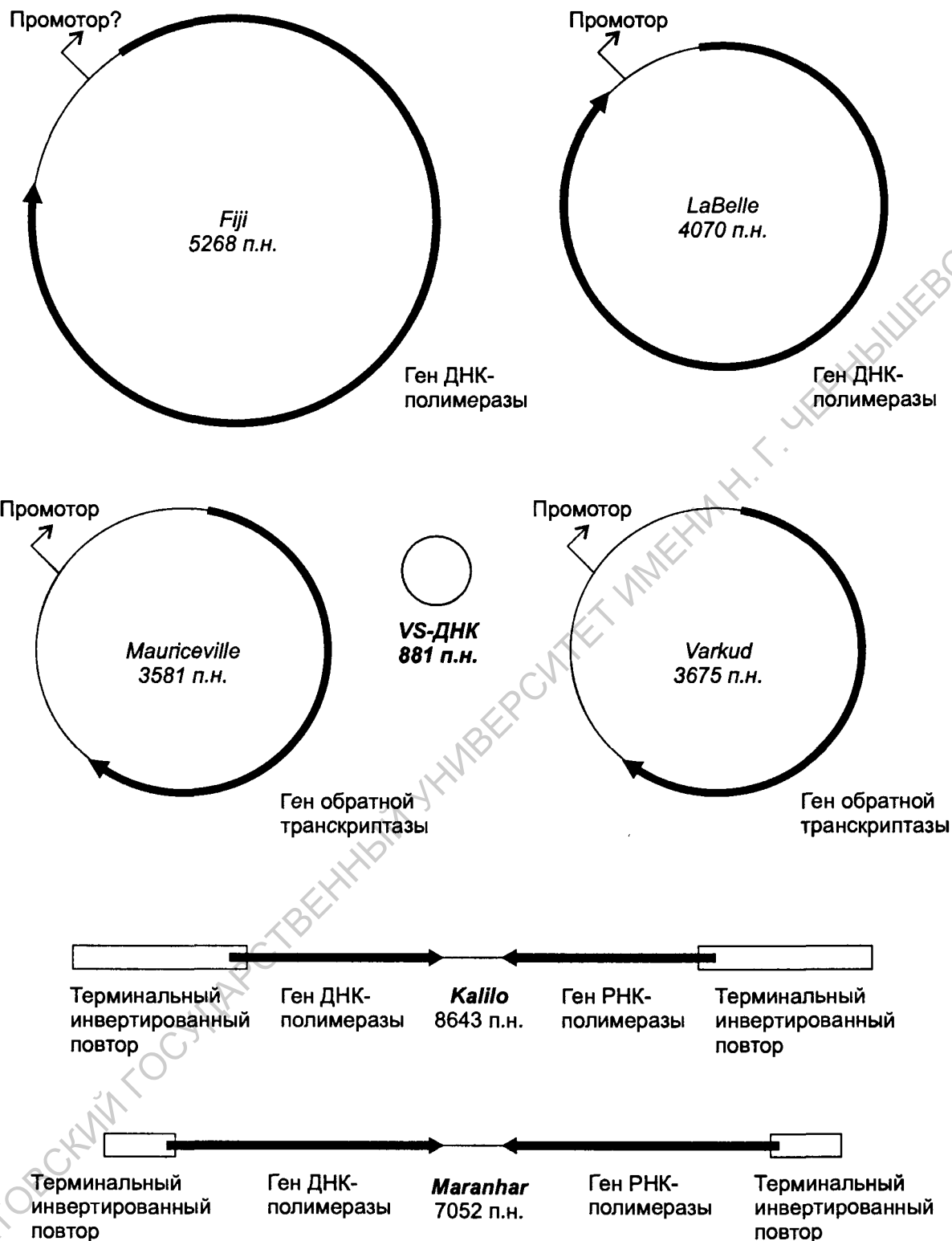


Рис. 1.10. Полностью секвенированные митохондриальные плазмиды *Neurospora*. Указаны генные продукты, кодируемые каждой плазмидой. Возможно, в некоторых плаزمидах существуют другие короткие *orf*, но их роль неясна. У *Mauriceville*, *Varkud* и *LaBelle* показана промоторная активность. Положение промотора для *Fiji* основано просто на сходстве с митохондриальной промоторной последовательностью *Neurospora* (Даниленко, Давыденко, 2003)

9. Экспрессия митохондриального генома грибов. Транскрипция и процессинг.

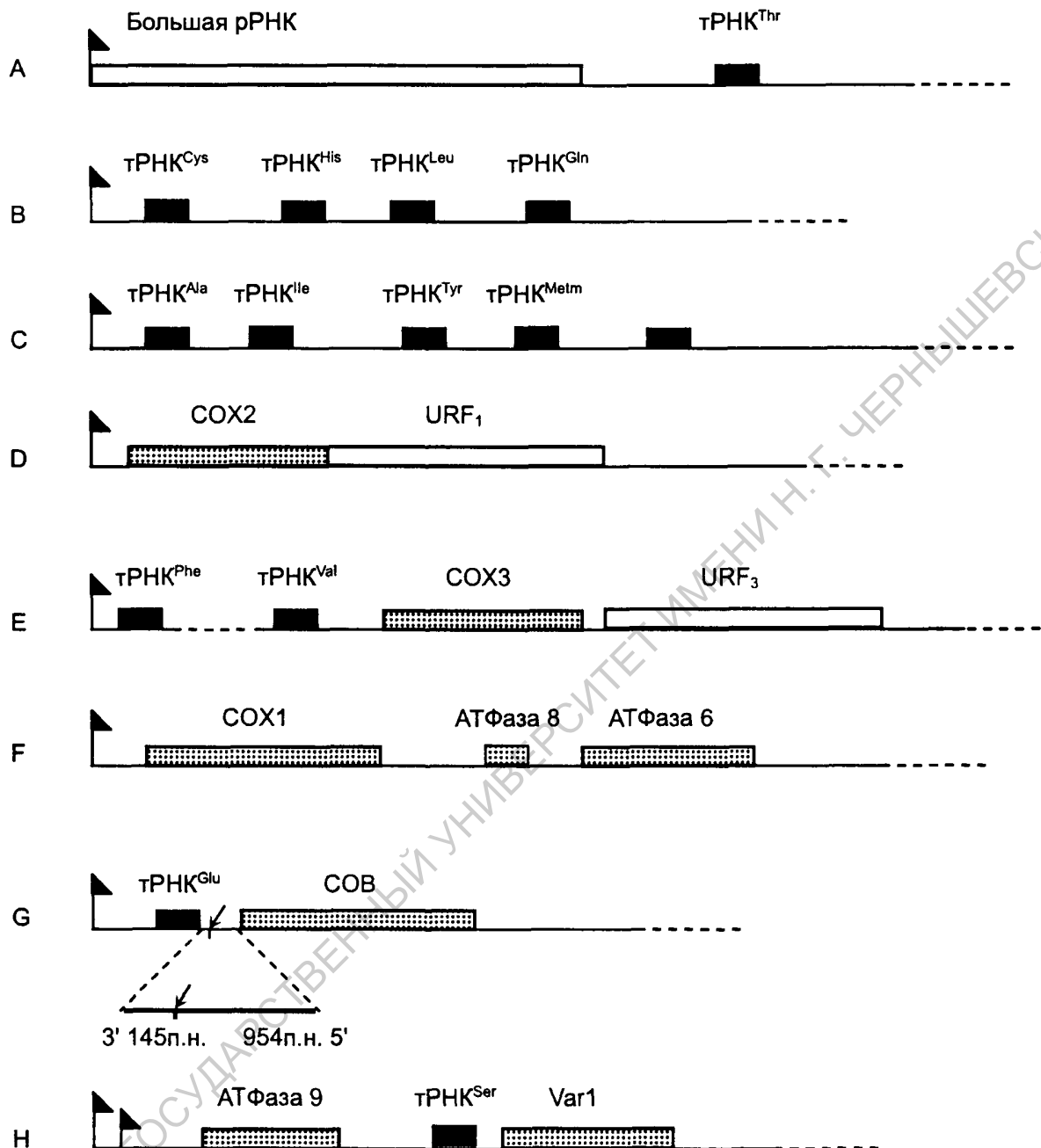


Рис. 1.11. Транскрипционные кластеры в дрожжевых мРНК. Во всех случаях точное положение 3'-конца неопределенно. В некоторых кластерах содержатся дополнительные сайты инициации транскрипции, которые не используются в нормальных условиях, но обнаруживают низкий уровень транскрипции в мутантах *petite*. Эти сайты не содержат традиционных последовательностей «сильных» промоторов и могут использоваться в специфических условиях или фазах роста. Показаны 3'UTR гена тРНК<sup>Glu</sup> и 5'UTR COB (G) (Даниленко, Давыденко, 2003)

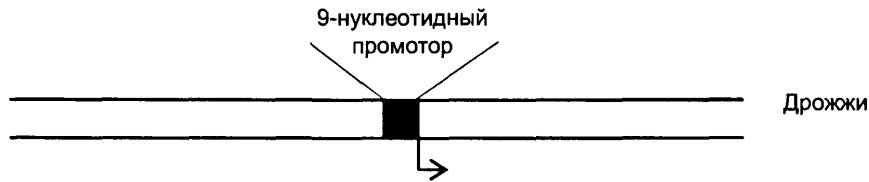


Рис. 1.12. У дрожжей – однонаправленные множественные промоторы (Даниленко, Давыденко, 2003)

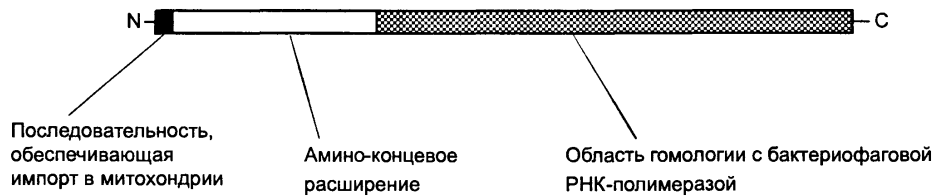


Рис.1.13. Схема строения митохондриальной РНК-полимеразы дрожжей (Даниленко, Давыденко, 2003)

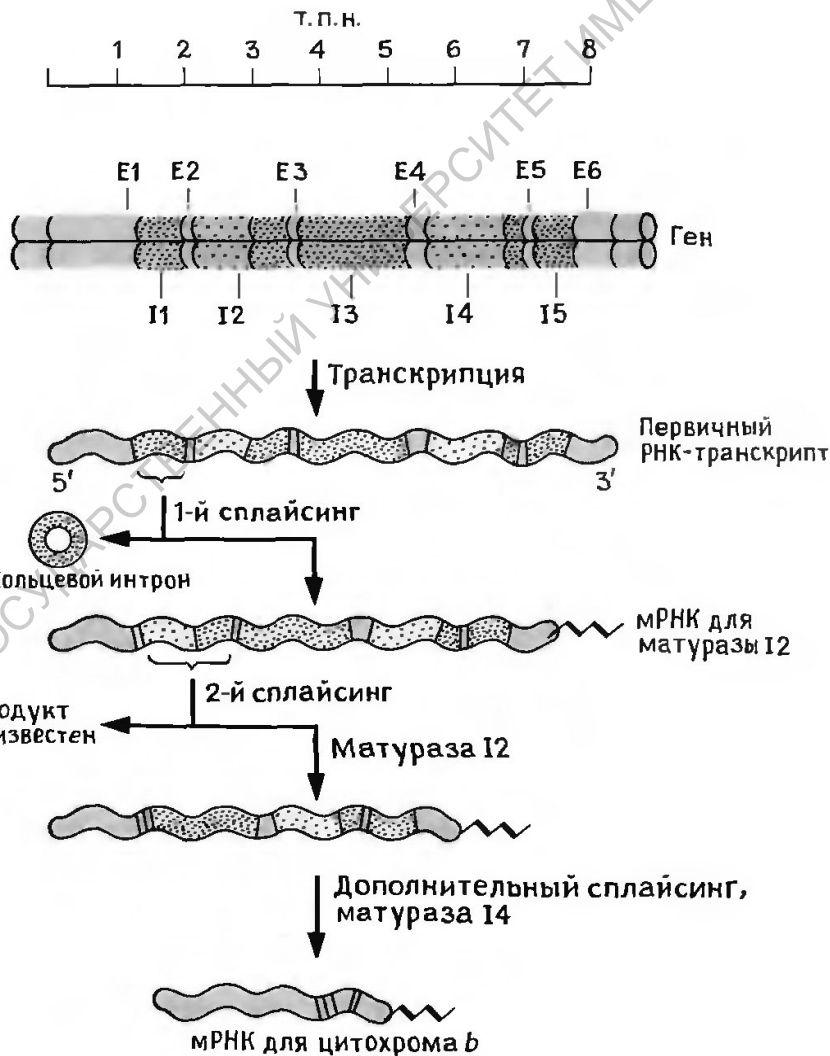


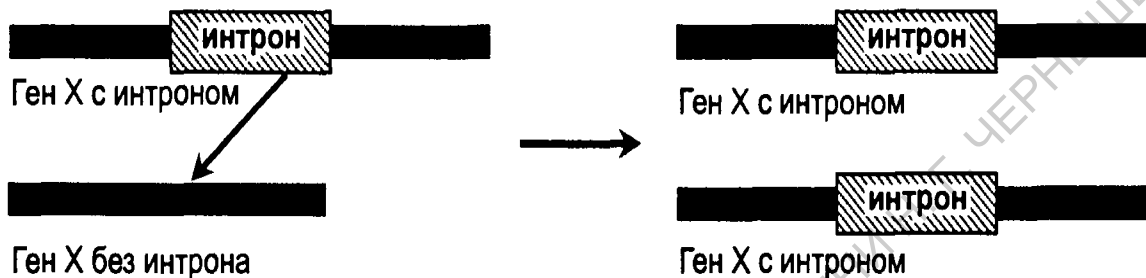
Рис. 1.14. Транскрипция и сплайсинг гена цитохрома b у дрожжей (Сингер, Берг, 1998)



### ПОТЕРЯ ИНТРОНА



### ПРИБРЕТЕНИЕ ИНТРОНА



### ТРАНСПОЗИЦИЯ ИНТРОНА

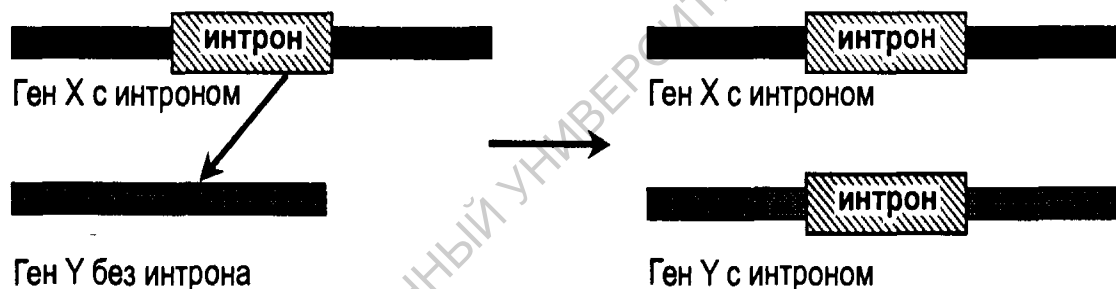


Рис. 1.15. Мобильность интронов. *Потеря интрона* – точная делеция интронной последовательности ДНК из интрон-содержащего гена, при этом ген без интрона остается функциональным. Происходит с низкой частотой. *Приобретение интрона* – добавление интронной ДНК-последовательности к данному сайту гена без интрона, последовательность произошла от интрон-содержащего варианта того же гена, с той же позиции. *Транспозиция интрона* – добавление интронной ДНК-последовательности в сайт гена, не содержащий интрона, последовательность перенесена из другого гена или другой позиции того же гена (Даниленко, Давыденко, 2003)

ГЕН С ИНТРОНОМ

ГЕН БЕЗ ИНТРОНА

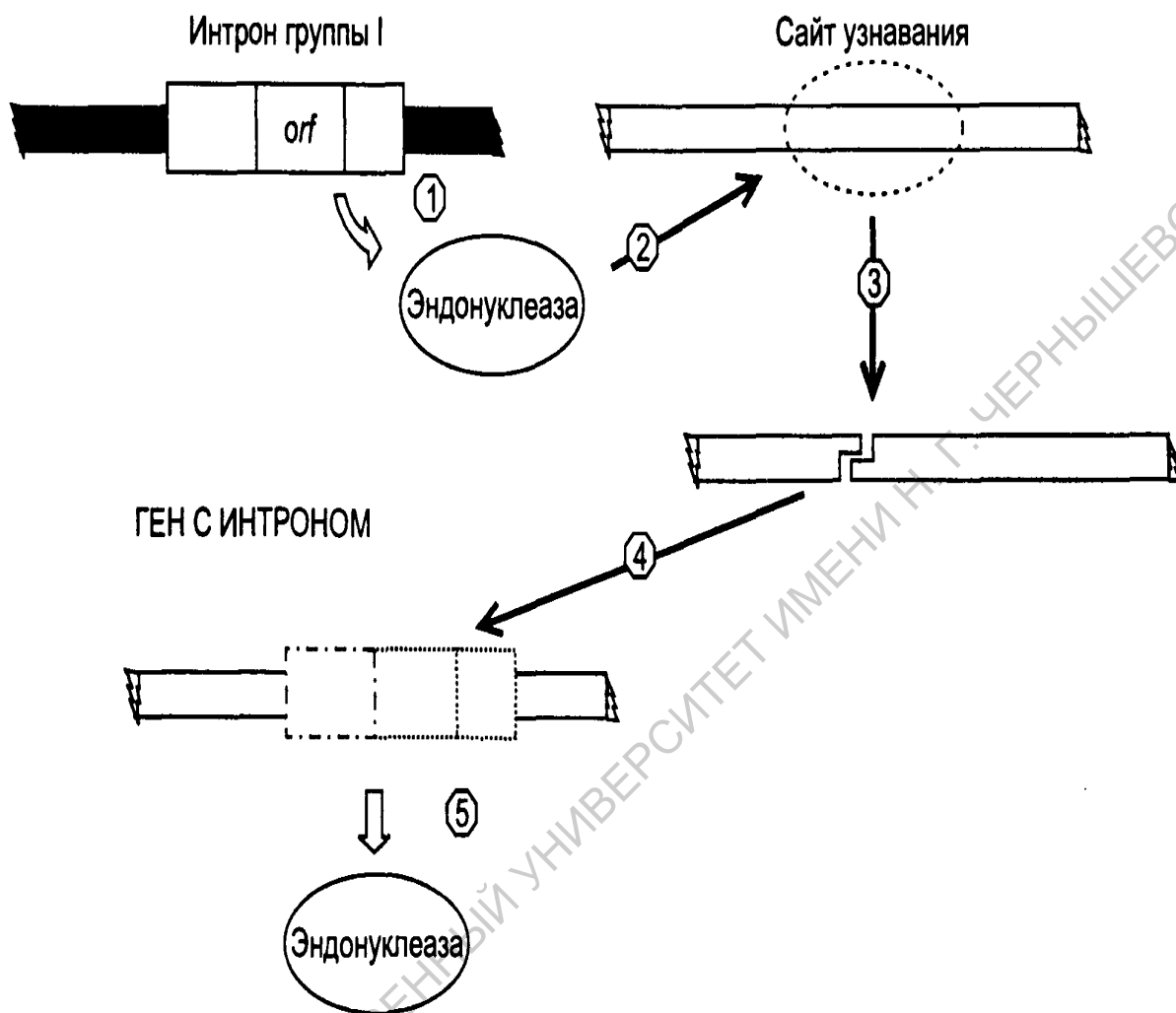


Рис. 1.16. Стадии встраивания интрона. 1 – интронная *orf* интрона группы I данного гена (черный) экспрессирует эндонуклеазу; 2 – эндонуклеаза узнает соответствующую последовательность в безинтронной копии такого же гена и присоединяется к ней; 3 – эндонуклеаза производит сдвинутый на 4 нуклеотида разрез с липкими 3' ОН-концами в сайте узнавания; 4 – разрез застраивается с использованием гомологичных последовательностей интрон-содержащих копий того же гена в качестве матрицы, при этом происходит встраивание интронной последовательности. Механизм репарации может захватить фланкирующие интрон районы гена; 5 – внедрившись в ген, новая интронная копия может в свою очередь участвовать в синтезе эндонуклеазы и/или служить в качестве матрицы при репарации разрезанных генов, не содержащих интронов (Даниленко, Давыденко, 2003)

10. Регуляция трансляции митохондриального генома дрожжей. Роль ядра в регуляции.

Таблица 1.8. Белки, кодируемые ядром – специфические активаторы трансляции митохондриальных мРНК дрожжей (Даниленко, Давыденко, 2003)

мРНК митохондрий	Белки — активаторы ядерного кодирования	Дополнительные функции активаторов	Источник
<i>COX1p</i>	PET309p Mss51p	Локализует синтез на внутренней мембране митохондрий	Manthe, McEwen // EMBO J. 1995. Vol.14. P. 4031—4043; Siep et al. // Curr. Genet. 2000. Vol. 37. P. 213—220.
<i>COX2p</i>	PET111p	Локализует синтез на внутренней мембране митохондрий	Mulero, Fox // Genetics. 1993. Vol. 133. P. 509—516.
<i>COX3p</i>	PET54p  PET122p  PET494p	Участвует в сплайсинге интрона <i>a15B</i> гена <i>cox1</i> Все три фактора локализуют синтез на внутренней мембране митохондрий	Valencik, McEwen // Mol. Cell. Biol. 1991. Vol.11. P. 2399—2405; Costanzo, Fox // PNAS. 1988. Vol. 85. P. 2677—2681; Brown, Costanzo, Fox // Mol. Cell. Biol. 1994. Vol.14. P. 1045—1053.
<i>CYB</i>	CBS1p  CBS2p  CBP6		Rödel // Curr. Genet. 1986. Vol.11. P. 41—45; Michaelis, Rödel // Mol. Gen. Gen. 1990. Vol. 223. P. 394—400; Rödel // Curr. Genet. 1997. Vol. 31. P. 375—379.
<i>Atp9</i>	AEP1 AEP2		Payne et al. // Curr. Genet. 1993. Vol. 24. P. 126—135.

11. Особенности структурной организации митохондриального генома растений.



Рис.1.17. Генетическая карта митохондриального генома сахарной свёклы. Заштрихованными прямоугольниками обозначены гены и ORF протяженностью более 100 аминокислот. Интроны показаны тонкой линией. Гены вне круга транскрибируются по часовой стрелке, а гены внутри круга – против часовой стрелки. Сокращения для трех классов генов тРНК: *na* – собственно митохондриальные; *cp* – хлоропластного типа; *un* – неизвестного происхождения. Трехкопийные рекомбинационно активные повторяющиеся последовательности обозначены жирными линиями. Нулевой координатой обозначен первый нуклеотид *nad9* ORF, нумерация продолжается по часовой стрелке (Даниленко, Давыденко, 2003)

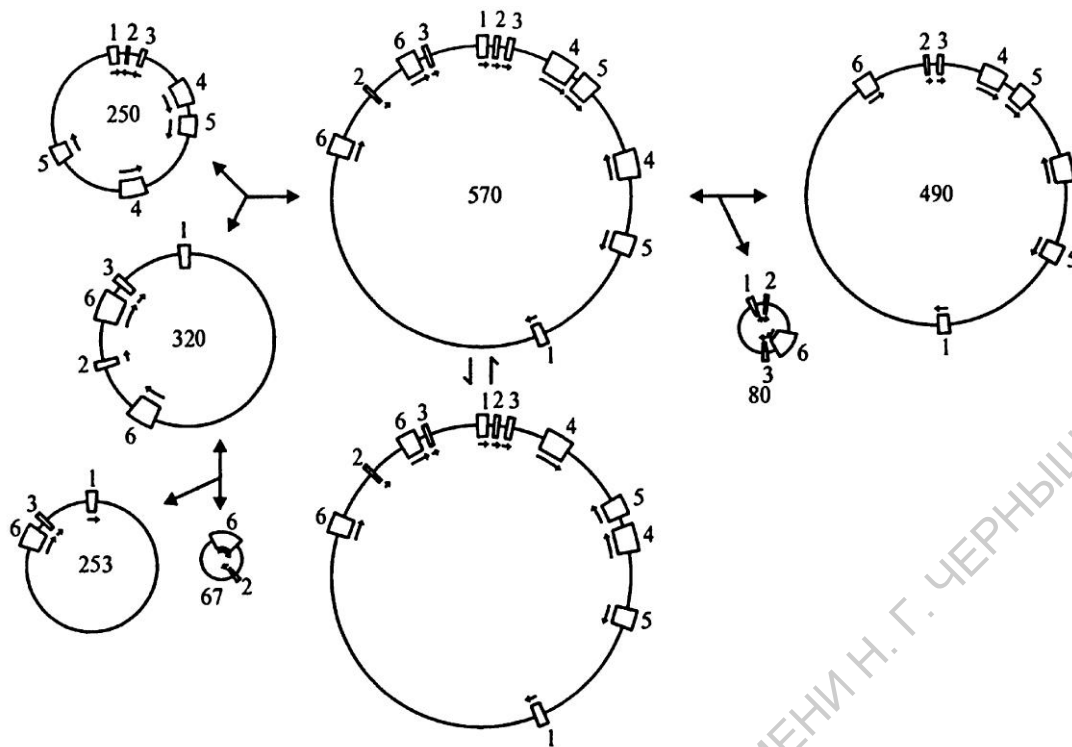


Рис. 1.18. Разнообразие кольцевых молекул, возникающих в результате внутримолекулярной рекомбинации в пределах митохондриальной ДНК кукурузы. Для каждого типа кольцевых молекул показаны размер в т. п. н., а также взаимное расположение пронумерованных повторов (Лутова и др., 2000)

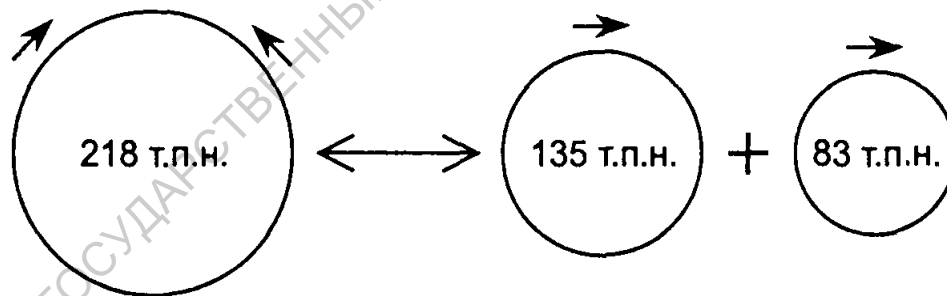


Рис. 1.19. Модель структуры митохондриального генома *Brassica campestris*, состоящего из трех колец: полный геном 218 т.п.н. и два малых кольца, возникающих при гомологичной рекомбинации по двум повторам главного кольца – указаны стрелками (Даниленко, Давыденко, 2003)

Таблица 1.9. Основные характеристики митохондриального генома растений

Особенность	Характеристика
Форма молекул ДНК	<ul style="list-style-type: none"> <li>• нуклеотидные кольцевые и линейные молекулы</li> <li>• кольцевые и линейные плазмиды</li> </ul>
Длина молекулы мтДНК	16,5-2400 тпн
Интроны	группы I и II; либо I, либо II
Репликации	с образованием D-петли на H-цепи
Гены мтДНК	<ul style="list-style-type: none"> <li>• рРНК (3),</li> <li>• некоторые рибосомные белки (у высших растений),</li> <li>• тРНК (4 – 30),</li> <li>• 9 субъединиц NADH-дегидрогеназы,</li> <li>• 5 белков, участвующих в биогенезе цитохрома с,</li> <li>• 3 субъединицы цитохромоксидазы,</li> <li>• 4 субъединицы АТФ-синтетазы</li> </ul>
Псевдогены	2 типа: 1) не имеющие интактной копии в мтДНК; 2) имеющие полноценные аналоги в мтДНК
Процессинг	<ul style="list-style-type: none"> <li>• сплайсинг первичных транскриптов</li> <li>• встречается транспайсинг</li> <li>• формирование зрелых 5' - и 3' -концов РНК,</li> <li>• кэп и поли-А – нет,</li> <li>• наращивание 3' -конца у мт тРНК;</li> <li>• редактирование транскриптов, формирование Start- и Stop-кодонов</li> </ul>
Генетический код	отличается от универсального

## 12. Регуляция экспрессии митохондриальных генов растений. Транскрипция.

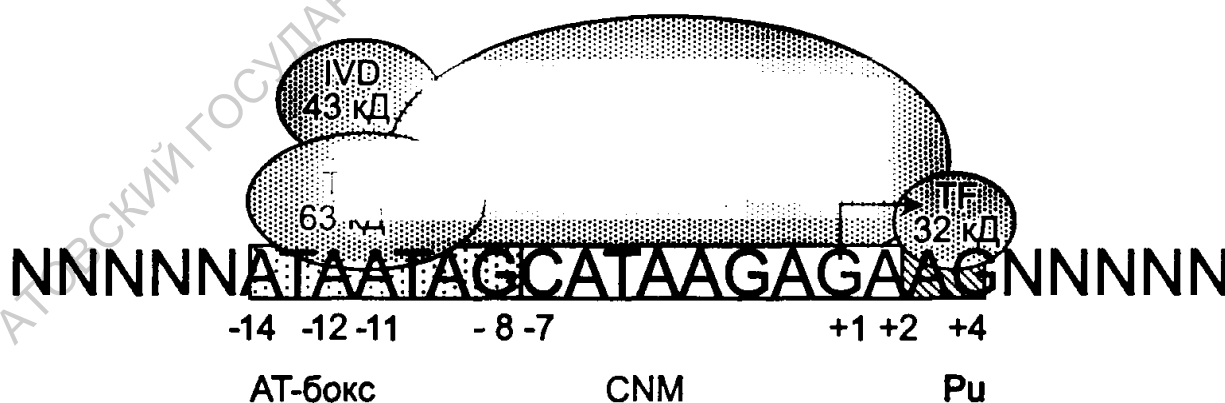


Рис. 1.20. Структура промотора в митохондриях двудольных растений и компоненты аппарата транскрипции (Даниленко, Давыденко, 2003)

**A** RAaaNNGCRTAtARtRagt

**B** RARAANTRACRTAT

**B** AA(T/A)(A/T)NCRTAAGAGA

Рис. 1.21. Нуклеотидные последовательности митохондриальных промоторов у пшеницы (А), кукурузы (Б) и двудольных растений (В). Подчеркнут консервативный мотив CRT А, где R соответствует тиминовому или адениновому нуклеотиду. Точка начала транскрипции отмечена жирной буквой. Слабо консервативные положения выделены строчными буквами (Лутова и др., 2000)

### 13. Происхождение митохондриальной РНК-полимеразы.

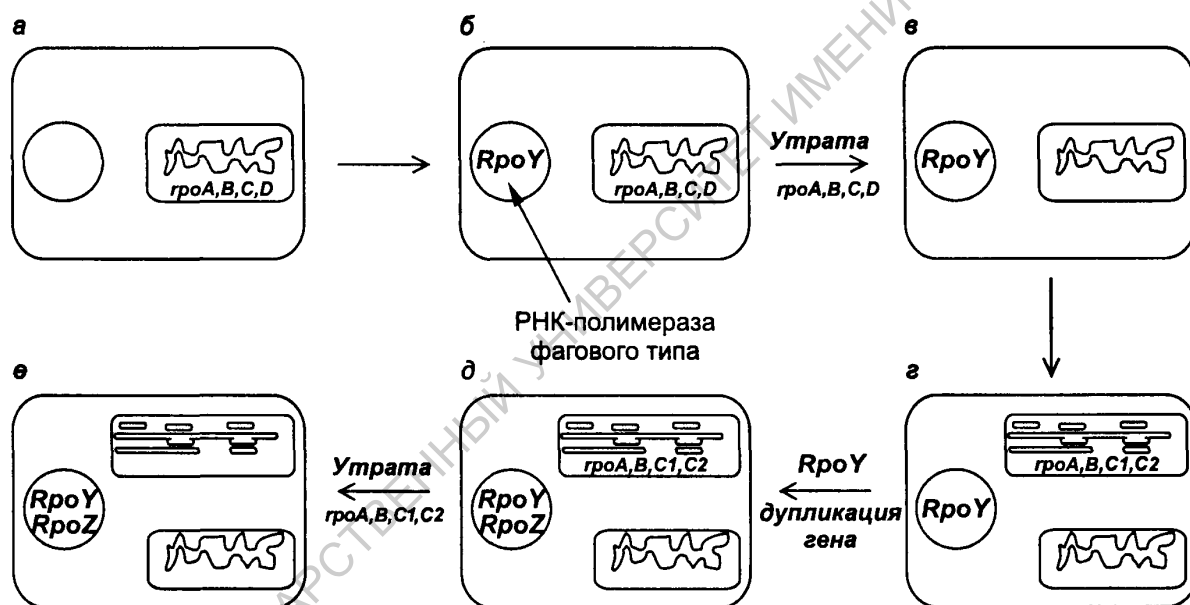


Рис..1.22. Модель, иллюстрирующая замену в процессе эволюции органельной РНК-полимеразы бактериального типа на фагоподобные ферменты ядерного кодирования [по Gray, Lang, 1998]. а — мтДНК содержит активные гены *groA, B, C, D* протеобактериального предка митохондрий. б — яДНК приобретает гены фагоподобной РНК-полимеразы *RpoY*; активны оба фермента, как ядерного, так и мтДНК кодирования, в — мтДНК гены *groA, B, C, D* становятся неактивными и со временем теряются, активна только РНК-полимераза ядерного кодирования; г — хлоропластная ДНК содержит гены *groA, B, C1, C2* от предков хлоропластов — цианобактерий; активна только хлДНК-кодируемая РНК-полимераза. д — ген *RpoY* дублируется с образованием *RpoZ*, продукт которого становится активным в хлоропластной транскрипции; как ядерно-, так и хл-кодируемые РНК-полимеразы активны; е — *gro* гены хлДНК кодирования становятся неактивными и со временем теряются; активна только ядерно кодируемая РНК-полимераза (Даниленко, Давыденко, 2003)

#### 14. Процессинг митохондриальных транскриптов растений.

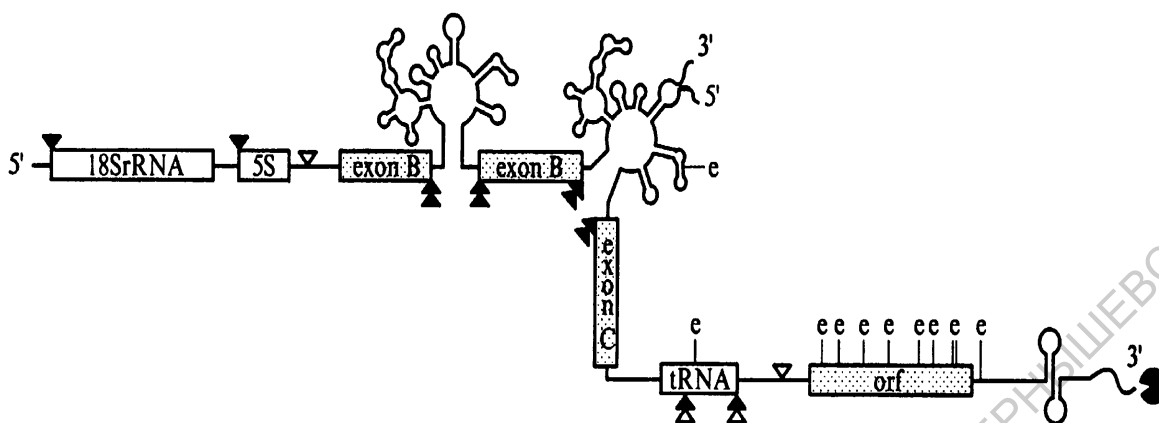


Рис. 1.23. Механизмы, обеспечивающие созревание митохондриальных транскриптов у цветковых растений. Сплайсинг митохондриальных иРНК показан двойными черными треугольниками. В отдельных случаях (например, в отношении второго интрона в изображенной молекуле иРНК) этот процесс осуществляется по механизму транс-сплайсинга. Вырезание отдельных РНК из полигенных транскриптов происходит за счет особых эндонуклеаз (одинарные черные, а также двойные черно-белые треугольники). В формировании зрелого 3'-конца у митохондриальной иРНК важную роль играет соответствующая шпилька, предотвращающая дальнейшее экзонуклеазное расщепление молекулы. Наконец, возможные сайты редактирования показаны латинскими буквами е (Лутова и др., 2000)

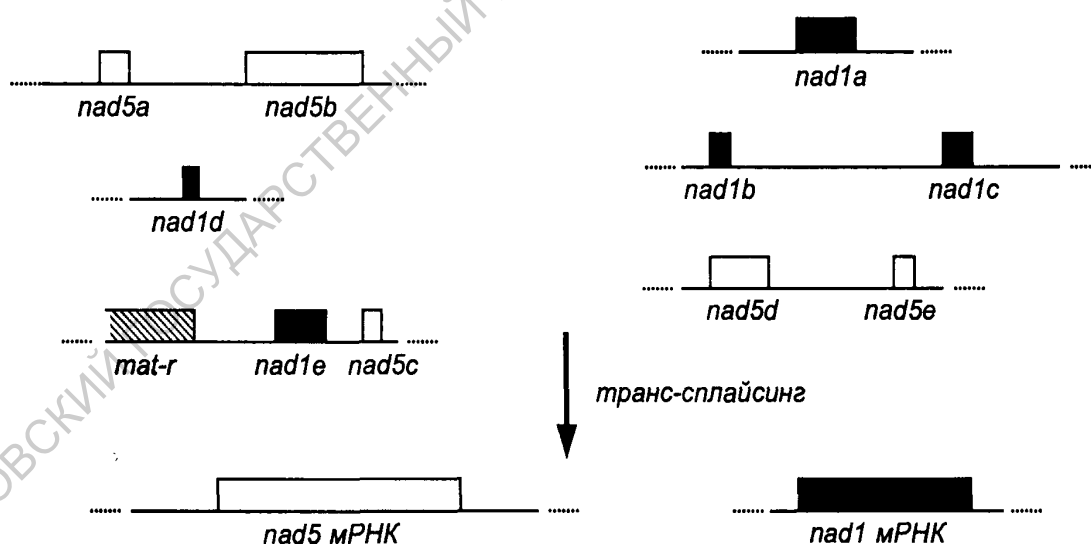


Рис.1.24. Схема транс-сплайсинга митохондриальных транскриптов *nad1* и *nad5* пшеницы. Кодированные сегменты *nad 1* (черные блоки), *nad5* (белые) и матуразы (заштрихованный блок) фланкированы нетранслируемыми последовательностями, содержащими нитроны группы II (Даниленко, Давыденко, 2003)



15. Гомологичные последовательности в хлоропластной и митохондриальной ДНК.

16. Цитоплазматическая мужская стерильность у высших растений. Изменчивость митохондриального генома и эволюция организмов.

### *Задачи для самоконтроля*

*Заполните пропуски в следующих утверждениях*

#### Митохондриальная ДНК млекопитающих.

1. Большинство молекул мтДНК имеет \_\_\_\_\_, реже встречаются \_\_\_\_\_ молекулы.

2. Размер митохондриального генома млекопитающих не превышает \_\_\_\_\_ т.п.н., у человека составляет \_\_\_\_\_ т.п.н.

3. Молекула мтДНК человека имеет \_\_\_\_\_ форму; её G-богатую цепь называют \_\_\_\_\_ цепь, а цепь, богатую C-нуклеотидами обозначают как \_\_\_\_\_ цепь.

4. Большинство генов, кодирующих РНК и белки, разделены одним и или более \_\_\_\_\_ генами.

5. В ядерном геноме человека закодировано 32 разных тРНК, в то время как в мтДНК их всего \_\_\_\_\_.

6. Большинство регуляторных последовательностей в мтДНК человека сконцентрировано в особой области, называемой \_\_\_\_\_. Это некодирующий участок. Здесь начинаются процессы \_\_\_\_\_ и \_\_\_\_\_.

7. Репликация тяжелой цепи начинается с образования трёхцепочечной структуры, называемой – \_\_\_\_\_.

8. Репликация легкой цепи начинается после того как будет реплицировано \_\_\_\_\_ части тяжелой цепи.

9. Синтез L-цепи инициируется специфическим ферментом \_\_\_\_\_ и продолжается в направлении \_\_\_\_\_.

10. В процессе инициации транскрипции задействован транскрипционный фактор \_\_\_\_\_, который важен и для процесса \_\_\_\_\_.

11. Для мРНК митохондрий человека характерен процессинг, при этом на 5'-конце \_\_\_\_\_, а 3'-конце \_\_\_\_\_.

12. Трансляция митохондриальной иРНК происходит на рибосомах с коэффициентом седиментации \_\_\_\_\_, каждая из которых состоит из одной большой (39S) и одной малой (28S) субъединиц.

13. В отличие от прокариот, иРНК митохондрий не имеет последовательности \_\_\_\_\_, необходимой для узнавания малой субъединицей рибосом инициаторного кодона AUG.

#### Митохондриальная ДНК дрожжей.

14. Митохондриальный геном дрожжей включает \_\_\_\_\_ т.п.н.

15. Из трёх типичных эукариотических ДНК-полимераз в синтезе дрожжевой мтДНК участвует \_\_\_\_\_.

16. Точки начала репликации располагаются \_\_\_\_\_.

17. Число промоторов составляет около \_\_\_\_\_, РНК-pol кодируется генами \_\_\_\_\_; она распознаёт промоторную область, локализованную на участке от \_\_\_ до \_\_\_\_\_.

18. В интронах митохондриальной иРНК дрожжей впервые обнаружены \_\_\_\_\_ участки.

19. При аминокислотном голодании у мутантов дрожжей количество нуклеотидов \_\_\_\_\_, при этом число копий мтДНК в них \_\_\_\_\_.

#### Митохондриальная ДНК трипаносом.

20. В митохондриальной ДНК трипаносом как и в молекуле ДНК \_\_\_\_\_ содержится большое количество АТ-нуклеотидных пар.

21. В единственной митохондрии находится дисковидная структура, называемая \_\_\_\_\_, содержащая огромное количество кольцевых молекул ДНК.

22. Мини-кольца ДНК соединены в \_\_\_\_\_.

23. Репликация мини-колец ДНК начинается с разрушения катенана, с помощью белка \_\_\_\_\_.

24. Макси-кольца ДНК реплицируются по \_\_\_\_\_ - типу.

25. Для трипаносом характерно посттранскрипционное редактирование, которое заключается \_\_\_\_\_.

26. Редактирование иРНК трипаносом определяется \_\_\_\_\_.

#### Митохондриальная ДНК растений.

27. Размеры митохондриального генома сильно варьируют у разных групп растений, например от \_\_\_\_\_ т.п.н. у хламидомонады, до \_\_\_\_\_ т.п.н. у сетчатой дыни.

28. Крупная кольцевая молекула высших растений имеет большое количество длинных повторов, поэтому способна \_\_\_\_\_.

29. В митохондриях встречаются также плазмиды, ДНК которых представлена молекулами \_\_\_\_\_ формы.

30. У некоторых плазмид роль своеобразной затравки, предоставляющей свою ОН-группу для синтеза комплементарной цепи, выполняет особая молекула \_\_\_\_\_.

31. В митохондриях высших растений могут присутствовать автономно воспроизводящиеся плазмиды, которые представляют собой молекулы РНК, имеющие \_\_\_\_\_ цепочки.

32. Гены репликационного аппарата митохондрий сосредоточены в \_\_\_\_\_ ДНК.

33. Гены транскрипционного аппарата обычно локализованы в \_\_\_\_\_ ДНК.

34. Процесс трансляции в митохондриях растений находится под \_\_\_\_\_ генетическим контролем.

35. Транспортные РНК (тРНК) имеют различное происхождение. Большинство из них закодировано в собственных, митохондриальных генах, но при недостатке тРНК, возможно их поступление из цитоплазмы.

Цитоплазматические тРНК имеют особенность, они \_\_\_\_\_, что очень важно для их успешного импорта в митохондрии.

36. Всего генов в мтДНК растений более \_\_\_\_\_, например, у маршанции их более \_\_\_\_\_.

37. У высших растений имеются интроны \_\_\_\_\_ группы, способные перемещаться в новые сайты.

38. У высших растений имеются гены, которые транскрибируются отдельными сегментами, независимо друг от друга, для них характерен особый тип сплайсинга – \_\_\_\_\_.

39. Каждая митохондрия растений содержит \_\_\_\_\_ копий генома.

40. Оперонных систем в геноме митохондрий нет, но определённые гены транскрибируются в виде полицистронной РНК. Процессинг включает расщепление молекулы, с помощью фермента \_\_\_\_\_, имеющей \_\_\_\_\_ происхождение.

41. Кэпирование и полиаденилирование транскриптов митохондриальных генов \_\_\_\_\_.

42. Редактирование включает преобразование нуклеотидов \_\_\_\_\_, кроме того возможно образование на 5'-конце \_\_\_\_\_, а у тРНК на 3'-конце - появление последовательности \_\_\_\_\_.

*Выберите правильные ответы из предложенных.*

43. Значительное увеличение размера генома митохондрий растений (по сравнению с животными и грибами) происходит за счёт интегрирования в него: а) мобильных генетических элементов – ретротранспозонов; б) последовательностей, сходных с транспозонами бактерий и животных; в) фрагментов пластидной ДНК; г) вирусных последовательностей.

#### Список рекомендуемой литературы

1. Даниленко Н.Г., Давыденко О.Г. Миры геномов органелл. – Минск: Тэхналогія, 2003. – С. 121–226.
2. Жимулев И.Ф. Общая и молекулярная генетика. – Новосибирск: Сибирское университетское изд-во, 2007. – 478 с.
3. Иванов В.И. Генетика. Учебник для вузов. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2006. – С.280.
4. Игамбердиев А.У. Уникальная генетическая система митохондрий // Соросовский Образовательный Журнал. – 2000. – №1. – С.32–36.
5. Лутова Л.А., Проворов Н.А., Тиходеев О.Н. и др. Генетика развития растений. – СПб.: Наука, 2000. С.111–132.
6. Льюин Б. Гены. – М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2012. – С.75–81.
7. Минченко А.Г., Дударева Н.А. Митохондриальный геном. – Новосибирск: Наука, 1990. - 194 с.
8. Сингер М., Берг П. Гены и геномы. – М.: Мир, 1998. – Т.2. – С.222.
9. Englund P. 1982. Kinetoplasts. Annu. Rev. Biochem., 1982. 51. 695-726
10. Shadel, G.S., Clayton, D.A. Mitochondrial transcription initiation: variation and conservation. J. Biol. Chem. 1993. 268. P.16083–16086.

## Тема 2. ГЕНОМ ПЛАСТИД

### Вопросы к семинару

#### 1. Структурная организация хлоропластного генома.

Таблица 2.1. Максимальные уровни хлоропластной ДНК в листьях на свету (по Bendich, 1987, цит. по Даниленко, Давыденко, 2003)

Растение	% от общей ДНК	Число геномов на клетку	Число геномов на пластиду	Источник
Горох	12	10000	270	Lamppa, Bendich, 1979
Соя	17	13000	–	Cannon et al., 1986
Шпинат	23	13000	200	Lawrence, Possingham, 1985
Свекла	11	1900	100	Tymms et al., 1983
Картофель	8	3000	22*	Scott et al., 1984
Пшеница	17	50000	900	Boffey, Leach, 1982

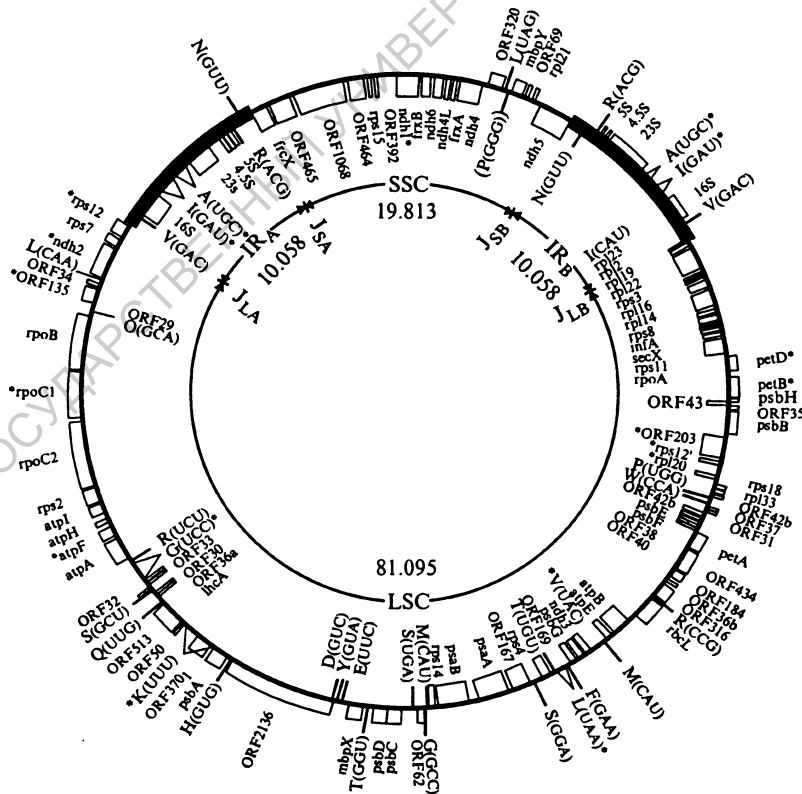


Рис. 2.1. Кольцевая структура пластидной ДНК у печеночника *Marchantia polymorpha*. Инvertированные повторы IR<sub>A</sub> и IR<sub>B</sub> (на рисунке изображены в виде двух жирных дуг) разделяют пластидную ДНК на два неравных участка SSC и LSC (Лутова и др., 2000)

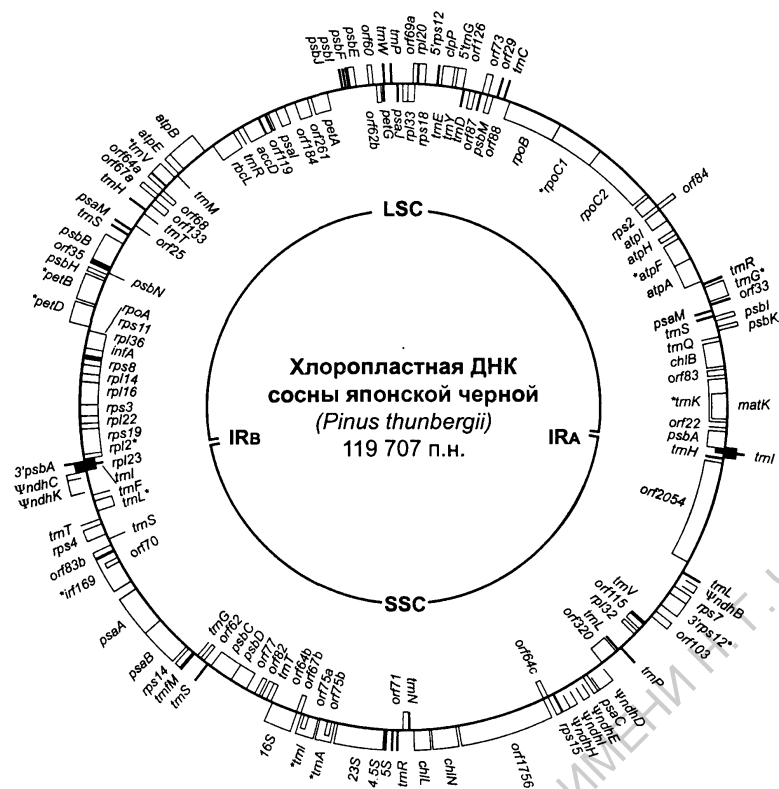


Рис. 2.2. Карта хлоропластной ДНК сосны японской черной. Показаны основные ORF размером более 60 кодонов и законсервированные ORF. Гены, изображенные внутри круга, транскрибируются по часовой стрелке, гены изображенные снаружи, — против часовой стрелки (по Sugiura et al., 1993, цит. по Даниленко, Давыденко, 2003)

Таблица 2.2. Некоторые особенности структуры и функционирования генома хлоропластов

Признак	Характеристика
Форма молекул ДНК	кольцевая
Длина молекулы хлДНК	варьирует от 135 т.п.н. у <i>Euglena gracilis</i> до 200—220 т.п.н. у <i>Pelargonium zonale</i> .
Интроны	Есть в некоторых генах, группы I или группы II
Репликация	С образованием D-петель и $\theta$ -структуры
Гены мтДНК	30 генов тРНК; гены рРНК (rRNA) - 4.5S; 5S; 16S; 23S; 20 генов рибосомных белков малой и большой субъединиц; ген трансляционного фактора IF1; часть генов, кодирующих белковые компоненты фотосистемы I и II; гены белков электрон-транспортной системы; ген субъединицы NADH-дегидрогеназы
Процессинг	Сплайсинг или транссплайсинг транскриптов, формирование зрелых концов у транскриптов; редактирование некоторых иРНК; посттранскрипционное наращивание 3'-конца у тРНК.
Генетический код	универсальный

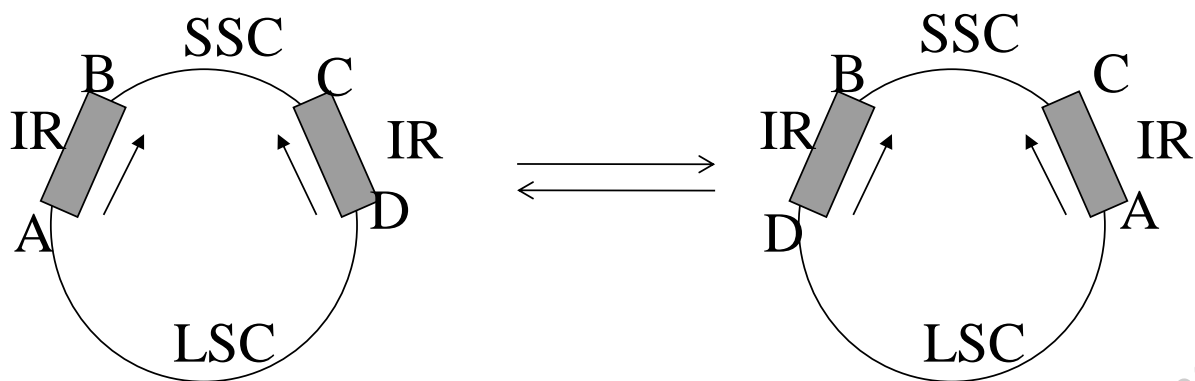


Рис.2.3. Возникновение изомерных вариантов пластидной ДНК за счёт внутримолекулярной рекомбинации по инвертированным повторам (Лутова и др. 2000)

## 2. Репликация плДНК.

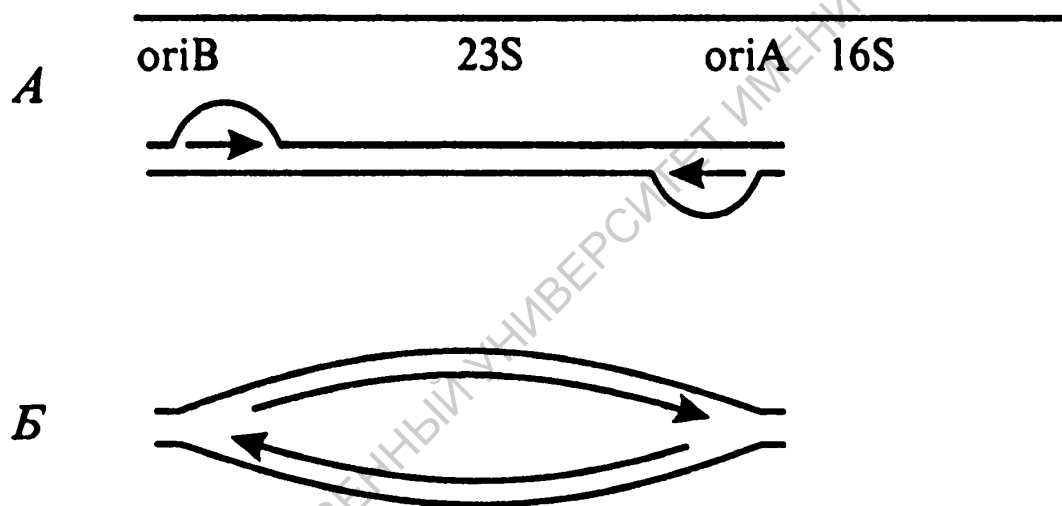


Рис.2.4. Инициация репликации пластидной ДНК. А – образование двух D-петель, растущих по направлению друг к другу; Б- слияние двух D-петель с образованием  $\theta$ -структуры, одновременно растущей в обоих противоположных направлениях; стрелками показано направление репликации (Лутова и др., 2000)

Таблица 2.3. Копийность пластидной ДНК (плДНК)

Объект	Копийность плДНК в одном нуклеоиде	Количество нуклеоидов в пластиде	Копийность плДНК в пластиде
Хламидомонада	~15	~5	~80
Эвглена	3—15	20—30	100—300
Цветковые растения (пропластиды)	1	1	1
Цветковые растения (хлоропласты)	2—5	12—25	~60

3. Транскрипция генов пЛДНК. Состав и функционирование двух типов РНК-полимераз.

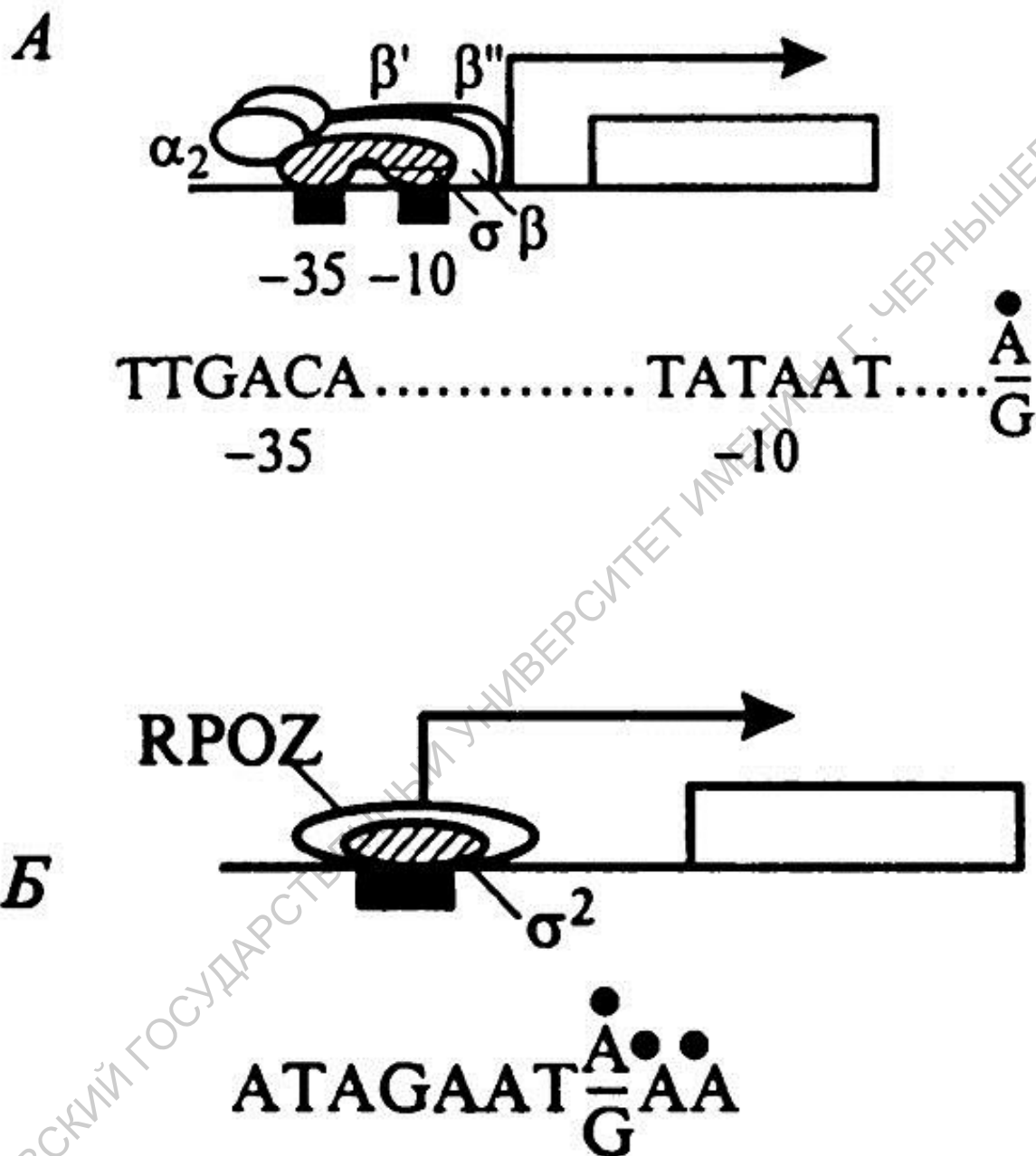


Рис. 2.5. Структура пластидных промоторов, обслуживаемых собственной (А) и ядерно кодируемой (Б) РНК-полимеразами. Ключевые промоторные области изображены в виде черных прямоугольников. Ниже представлены соответствующие нуклеотидные последовательности с их положением по отношению к сайту начала транскрипции (показан стрелкой, а также жирными точками над конкретными нуклеотидами). На каждом рисунке обозначены субъединицы РНК-полимеразы (Лутова и др., 2000)

#### 4. Созревание плРНК. Сплайсинг интронов I и II групп. Транс-сплайсинг. Твинтроны

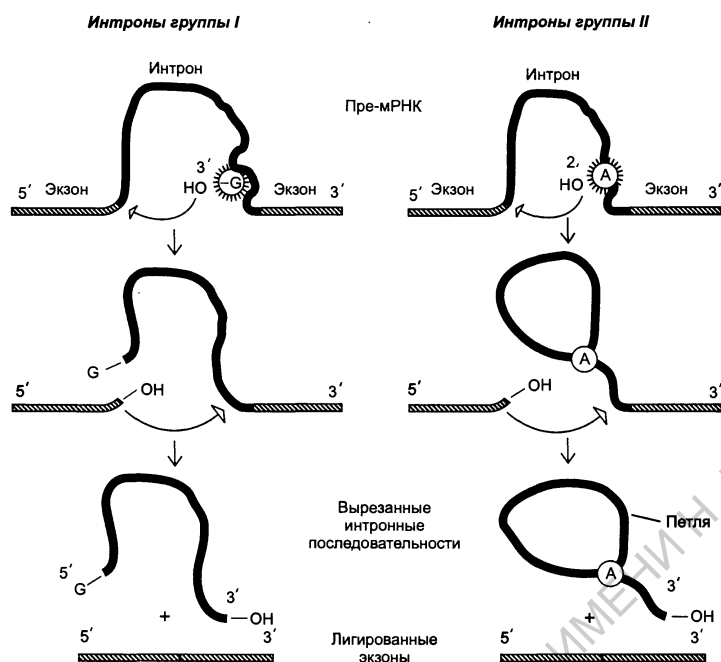


Рис.2.6. Самосплайсинг интронных последовательностей. Интронные группы I связывают свободный гуанин со специфическим сайтом, тем самым инициируется сплайсинг на 5'-конце интрона. Интроны группы II используют реактивный аденин в интронной последовательности для формирования петли. Катализ осуществляет интронная РНК, хотя ряд вспомогательных белков ускоряют реакцию. В случае интронов группы II образуется петля, напоминающая структуру при ферментативном сплайсинге с образованием сплайсеосом (Даниленко, Давыденко, 2003)

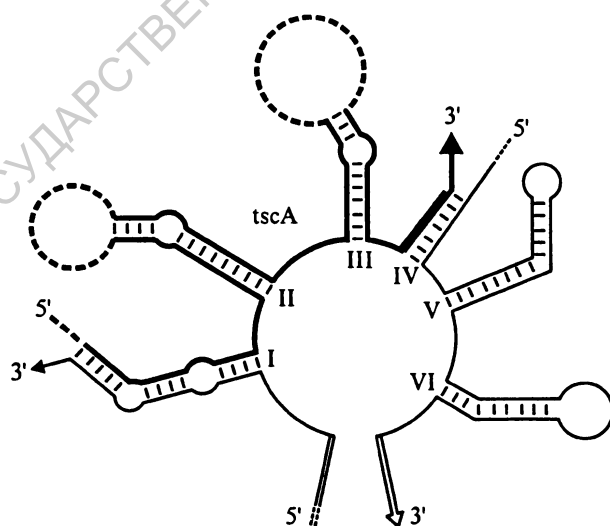


Рис. 2.7. Транс-сплайсинг у *Chlamydomonas reinhardtii* в отношении первого интрона пластинного гена *psaA1*. Римскими цифрами обозначены консервативные шпильки, характерные для интронов II группы. Вспомогательный транскрипт *tscA* выделен жирной линией. (Лутова и др., 2000)



4. Созревание пЛРНК. Формирование зрелых концов пЛРНК.  
Стабильность пЛРНК.

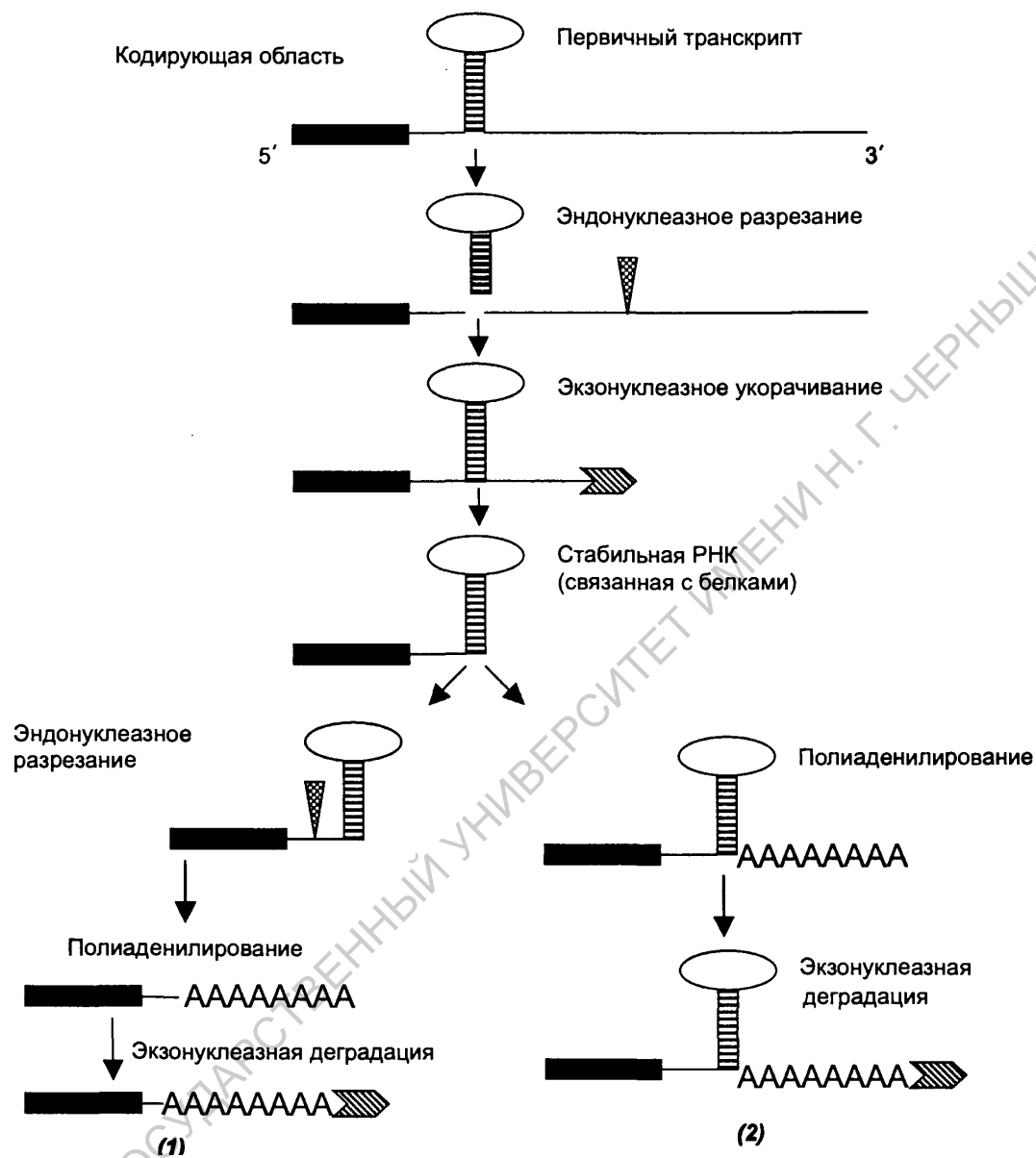


Рис. 2.8. Модель процессинга 3'-области и деградации пластидной РНК. В отсутствие структур, терминирующих транскрипцию, образуется мРНК с протяженными 3'-концами. Эндо- и экзонуклеазы деградируют последовательности, расположенные ниже петли, формируя стабильную мРНК. Зрелый 3'-конец остается связанным с белковым комплексом, присоединенным к петле. Формирование рибонуклеопротеинового комплекса предотвращает деградацию транскрипта и обеспечивает стабильный субстрат для трансляции. Разрушение мРНК инициируется альтернативными механизмами: (1) полиаденилированием, которое вызывает деградацию путем экзонуклеазной активности 3'→5'; (2) полиаденилированием за петлеобразной структурой (возможно, путем диссоциации 3'-РНП комплекса) и последующей экзонуклеазной деградацией (по Hagemann et al., 1999, цит по Даниленко, Давыденко, 2003]

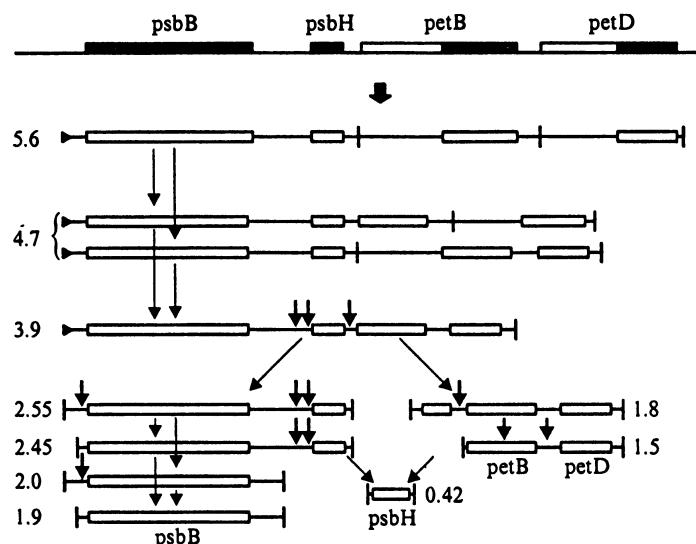


Рис. 2.9. Расщепление полигенного пластидного транскрипта psbB – psbH– petB – petD у шпината. Полигенный пластидный транскрипт подвергается серии эндонуклеазных атак (показаны жирными стрелками) с образованием четырех самостоятельных молекул иРНК. Кроме того, созревание иРНК petB и petD требует осуществления сплайсинга. Все перечисленные процессы могут происходить в любой очередности. Слева или же справа от каждого транскрипта представлена его длина в т. п. н. (Лутова и др. 2000)

## 5. Редактирование РНК.

Таблица 2.4. Редактирование пластидных иРНК (Лутова и др. 2000)

Транс-крипт гена	Объект	Количество редактируемых положений	
		C → U	U → C
atpA	Табак	2	0
atpF	»	1	0
rpl2	Кукуруза	1*	0
rpoB	»	4	0
	Ячмень	4	0
	Рис	3	0
	Табак	2	0
psbL	»	1*	0
	Красный перец	1*	0
	Шпинат	1	0
petB	Кукуруза	1	0
	Табак	1	0
ndhA	Кукуруза	44	0
ndhB	»	6	0
	Ячмень	9	0
	Табак	2	0
ndhD	»	1*	0
	Шпинат	1*	0
	Львиный зев	1*	0
rbcL	Печеночник Marchantia	13	7

\* В результате редактирования формируется инициаторный кодон (ACG → AUG).

6. Трансляция пластидных генов. Особенности контроля белкового синтеза. Механизм распознавания иницирующего кодона.

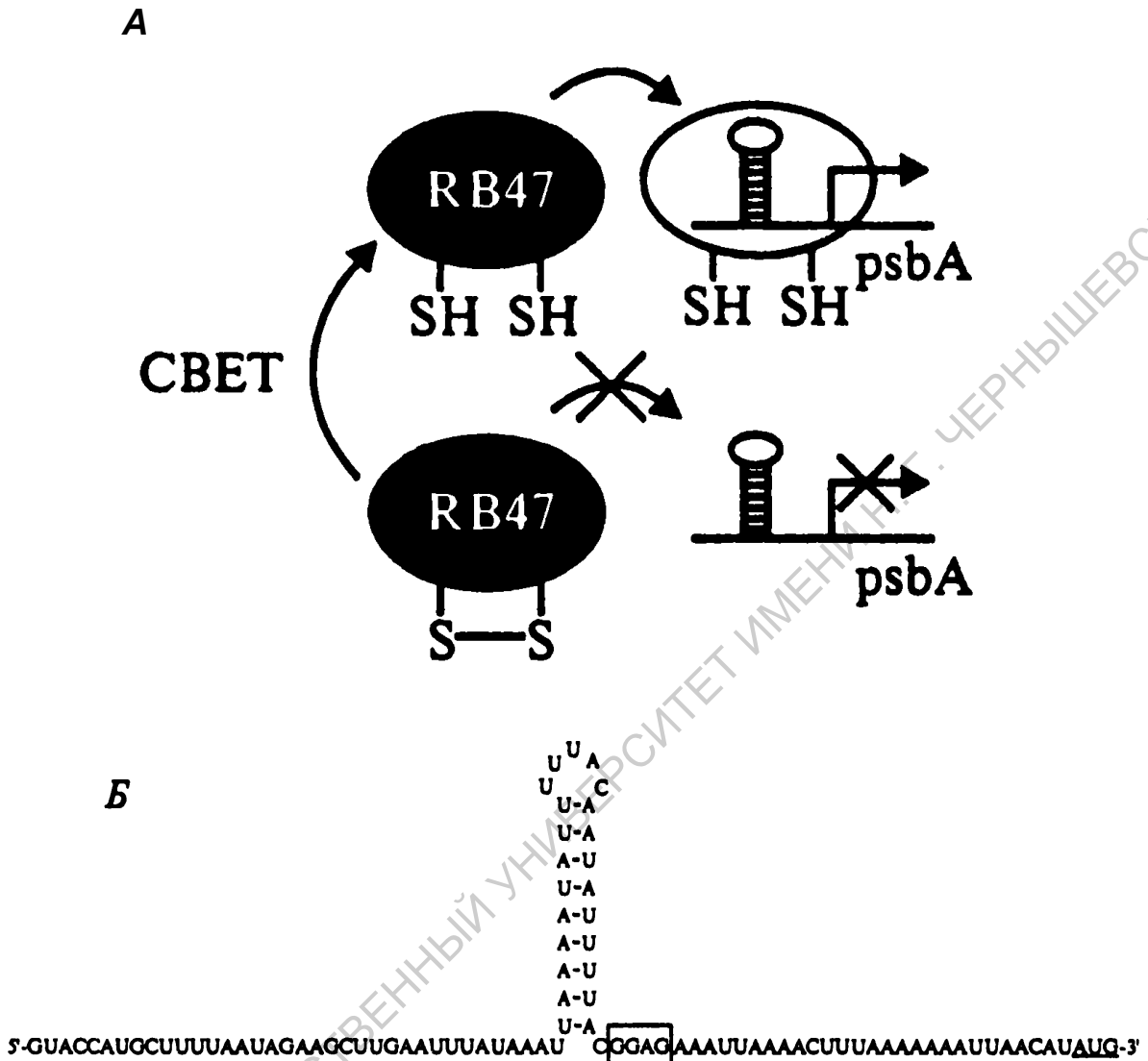


Рис.2.10. Трансляционная регуляция экспрессии пластидного гена *psbA* у *Chlamydomonas reinhardtii*. *А* — 5'-некодирующая область пластидного транскрипта *psbA* содержит характерную шпильку, способную распознаваться крупным белковым комплексом. RB47 — ключевым компонентом этого комплекса. В отсутствие освещения данный белок находится в окисленной форме и не способен взаимодействовать с 5'-концевой шпилькой транскрипта *psbA*. Под действием света происходит восстановление рассматриваемого белка с резким увеличением сродства к этой шпильке. В свою очередь распознавание 5'-некодирующей области транскрипта *psbA* является обязательным условием инициации трансляции, а потому играет решающую регуляторную роль в экспрессии соответствующего пластидного гена; *Б* — тонкая структура 5'-некодирующей области транскрипта *psbA* у *Chlamydomonas reinhardtii*. Непосредственно за характерной шпилькой располагается мотив GGAG (обведен рамкой), близкий последовательности Шайна-Далгарно. Инициаторный кодон AUG (подчеркнут) находится в составе консервативной AC-богатой последовательности, необходимой для правильной инициации трансляции (Лутова и др., 2000)

## Задачи для самоконтроля

*Выберите правильные ответы из предложенных.*

1. У современных фотосинтезирующих эукариот плДНК представлена: а) многокопийной линейной молекулой; б) многокопийной кольцевой молекулой; в) однокопийной линейной молекулой; г) однокопийной кольцевой молекулой.

2. В большинстве случаев плДНК содержит: а) два инвертированных повтора; б) два прямых повтора; в) по два инвертированных и прямых повтора; г) только уникальные последовательности нуклеотидов.

3. Последовательности IR<sub>A</sub> и IR<sub>B</sub> характеризуются тем, что: а) способны к рекомбинации; б) обеспечивают высокую эволюционную лабильность плДНК; в) содержат области ori; г) обеспечивают относительную эволюционную стабильность плДНК.

4. Репликация плДНК сопровождается образованием: а) одной D-петли; б) двух D-петель; в)  $\theta$ -структуры; г) структуры типа катящегося кольца ( $\sigma$ -структура).

5. Минимальный комплекс плРНК-полимераза (1) и РНК-полимераза эубактерий (2) содержит: а)  $\beta'$ -субъединицу; б)  $\alpha$ -субъединицу; в)  $\beta$ -субъединицу; г)  $\beta''$ -субъединицу; д)  $\sigma$ -субъединицу.

6. Кодированная ядерными генами РНК-полимераза (ген RPOZ) обеспечивает транскрипцию генов: а) контролирующих фотосинтез; б) субъединиц плРНК-полимераза; в)  $\sigma$ -субъединицы; г) гены «домашнего хозяйства» пластид.

7. У бесхлорофилльных мутантов транскрипционная активность пластидных генов поддерживается за счёт: а) плРНК-полимеразы; б) ядерно кодируемой РНК-полимеразы (RPOZ); в) РНК-полимеразы, транскрибирующей ядерные гены; г) всеми типами РНК-полимеразы.

8. Транскрипция пластидных генов осуществляется по каскадному принципу. Каков правильный порядок этапов: а) работа плРНК-полимеразы; б) накопление белковых компонентов (субъединиц) собственной РНК-полимеразы; в) функционирование РНК-полимеразы (RPOZ); г) транскрипция генов, контролирующих фотосинтез.

9. Автосплайсинг пластидных интронов происходит: а) в некоторых случаях за счёт пластидного аналога мяРНК; б) без участия каких-либо ферментов белковой природы; в) за счёт их автокаталитической активности; г) при участии белков-ферментов, закодированных в плДНК.

10. Автосплайсинг пластидных интронов обусловлен: а) наличием стабильных шпилек в молекуле РНК; б) наличием взаимно комплементарных последовательностей в начале интрона и 3'-концевом участке предыдущего экзона; в) наличием в интронах концевых последовательностей 5'-GU .... AG-3'; г) наличием в экзонах концевых последовательностей 5'-GU .... AG-3'.

11. Автосплайсинг пластидных интронов I группы происходит в несколько этапов. Укажите их правильную последовательность: а) разрезание

3'-границы интрона; б) разрезание 5'-границы интрона за счёт нуклеофильной атаки 3'-ОН группы свободного гуанинового нуклеотида; в) ковалентное соединение соседних экзонов г) гуаниновый нуклеотид присоединяется к 5'-концу интрона; ОН-группа переносится на 3'-конец предыдущего экзона; д) ОН-группа 3'-конца предыдущего экзона осуществляет нуклеофильную атаку;

12. Определите правильную последовательность этапов автосплайсинга пластидных интронов II группы: а) разрезание 3'-границы интрона; б) разрезание 5'-границы интрона; в) 2'-ОН-группа неспаренного аденинового нуклеотида осуществляет нуклеотидную атаку 5'-интронной границы; г) 5'-конец вырезаемого интрона принимает форму петли; д) лигирование обоих экзонов; е) ОН - группа присоединяется к свободному концу соседнего экзона.

13. Трансплайсинг пластидных интронов сопровождается: а) рекомбинацией участков одного транскрипта; б) комплементарным спариванием транскриптов; в) вырезанием гибридного интрона; г) соединением исходно самостоятельных транскриптов в один.

14. Твинтроны – это: а) дублированные интроны; б) интроны, имеющие внутри другие интроны; в) сходные интроны двух разных РНК-транскриптов; г) интроны с двумя шпильками.

15. Стабильность 3'-конца плРНК обеспечивается: а) наличием двух инвертированных повторов, способных формировать шпильки; б) присутствием 3'-поли(А)- «хвоста»; в) наличием 3'-поли-Г-«хвоста»; г) отсутствием шпильки на 3'-конце.

16. 5'-конец пл иРНК распознается трансляционным комплексом, если: а) имеется последовательность, аналогичная бактериальной последовательности Шайна-Дальгарно; б) если иницирующим кодоном является AUG вне зависимости от контекста; в) если кодон AUG находится в АС-богатой области; г) иницирующий кодон заменён последовательностями AUU, ACG, ACC, ACU, UUG.

17. Для пластидных интронов I группы характерно: а) способны вырезаться в виде линейного фрагмента или ковалентно замкнутого кольца; б) способны вырезаться в виде петли; в) способны встраиваться в немозаичные гены; г) содержит ген сайт-специфической эндонуклеазы.

18. При дифференцировке хлоропластов из пропластид: а) число копий молекул ДНК на пластиду увеличивается; б) число копий молекул ДНК на пластиду уменьшается; в) копии ДНК в зрелом хлоропласте концентрируются в нескольких районах; г) копии ДНК в зрелом хлоропласте концентрируются в одном районе.

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

19. Стабильность пл иРНК находится в тесной зависимости от уровня их трансляции.

20. Пластидный аппарат трансляции проявляет наибольшую активность по отношению к полицистронной иРНК.

21. Участки пластид, несущие ДНК, называются нуклеоидами, или ядерными эквивалентами.

### Список рекомендуемой литературы

1. Антонов А.С., Беридзе Т.Г., Ванюшин и др. Геном растений – Киев: Наукова думка, 1988. – С.150-192.
2. Генетика, Учебник для вузов / под ред.В.И.Иванова. – М. :ИКЦ «Академкнига», 2006. – 638 с.
3. Даниленко Н.Г., Давыденко О.Г. Миры геномов органелл. – Минск: Тэхналогія, 2003. – С. 35 – 120.
4. Лутова Л.А., Проворов Н.А., Тиходеев О.Н. и др. Генетика развития растений. – СПб.: Наука, 2000. – С. 63 – 111.
5. Льюин Б. Гены. – М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2012. – С.75 – 81.

## Словарь терминов

**Аминоацил-тРНК** - аминоксильный сложный эфир молекулы тРНК.

**Аминоацил-тРНК синтетаз; активирующий фермент** - фермент, который активирует аминокислоты и присоединяет каждую активированную аминокислоту к ее собственной тРНК.

**Альтернативный сплайсинг** – необычное, нестандартное лигирование экзонов какого-либо гена с образованием иРНК, которая по содержанию информации отличается от обычной, нормальной. В результате при альтернативном сплайсинге один ген может кодировать несколько различных белков.

**Геликаза, хеликаза, гер-белок** - фермент, который во время репликации расплетает молекулу двойной спирали ДНК у *E. coli*.

**Геном** - 1. Совокупность гаплоидного набора хромосом данного вида организмов, при этом в гибриде могут присутствовать разные геномы (аллополиплоиды). 2. Весь генетический материал отдельного вируса, клетки или организма, не являющегося аллополиплоидом.

**Гетеродуплекс** - 1. Молекула ДНК, образующаяся в результате спаривания *in vitro* оснований двух нитей: ДНК/ДНК или ДНК/РНК, имеющих неполную комплементарность. 2. Двунитчатая нуклеиновая кислота, в которой каждая цепочка имеет разное происхождение и вследствие этого они не абсолютно комплементарны.

**Гомологичные хромосомы** – парные хромосомы, нормально конъюгирующие между собой в пахитене мейоза, у которых одинаковые локусы расположены в одной и той же линейной последовательности. В диплоидном хромосомном наборе гомологичные хромосомы представлены парами, одна из которых привнесена мужской, а другая – женской гаметой.

**Дезоксирибонуклеиновая кислота, ДНК** – высокомолекулярный полимер, состоящий из четырёх дезоксирибонуклеотидов (А,Т,С,Г), аperiodическим чередованием которых кодируется генетическая информация вирусов, бактерий и высших организмов. ДНК может быть однострчатой, как, напр., у некоторых вирусов, или двустрчатой у всех высших организмов.

**Изоакцепторные транспортные РНК, и. тРНК** – группы РНК, которые присоединяют к себе одни и те же аминокислоты, но имеют разные антикодоны.

**Интроны, интронные районы** – последовательности нуклеотидов у эукариотических генов, транскрибируемых в проиРНК, которые затем вырезаются и деградируют в ядре. Остающиеся последовательности транскрипта, экзоны соединяются, образуя зрелую иРНК, с которой осуществляется трансляция белка.

**Конверсия** – изменение одного из аллельных (парных) генов под влиянием др. члена этой пары; происходит в результате образования гетеродуплексной ДНК в процессе рекомбинации и последующей репарации некомплементарных оснований в гетеро-дуплексной ДНК.

**Кроссинговер** – взаимный обмен генетическим материалом между гомологичными хромосомами, приводящий к новой комбинации аллелей.

**Метилирование** – высокоспецифичный процесс переноса метильных групп к одному из нуклеотидов – аденину или цитозину, что обеспечивает защиту ДНК от воздействия собственной рестриктазы.

**Негативная суперспирализация, отрицательная** – виток суперспирализованной двухцепочечной молекулы ДНК, образуемый в результате вращения двойной спирали нуклеиновой кислоты против направления вращения цепочек в правосторонней двойной спирали.

**Обратная транскрипция** – синтез ДНК на матрице РНК при участии обратной транскриптазы.

**Оказаки фрагменты** – фрагменты ДНК размером в несколько тысяч (бактерии) или несколько сотен (эукариоты) нуклеотидов, вновь синтезирующиеся в период ДНК-репликации с запаздывающей нити. О. ф. ковалентно связываются лигазой, образуя непрерывную нить.

**Ориджин, о.-сайт, ori**, - локус, в котором начинается репликация ДНК.

**Полуконсервативная репликация** – тип репликации ДНК, при котором молекула делится продольно, каждая половина сохраняется и служит матрицей для образующейся новой нити.

**Полупрерывающаяся репликация** – тип репликации ДНК, когда одна новая нить ДНК синтезируется непрерывно (лидирующая нить), в то время как другая нить синтезируется с перерывами в виде фрагментов Оказаки.

**Праймаза РНК** – ДНК-зависимая РНК-полимераза из *E.coli*, катализирующая полимеризацию РНК-праймеров, которые необходимы при репликации ДНК для синтеза запаздывающей цепи. Наряду с др. белками праймаза РНК является частью праймосомы.

**ДНК-репарация** – ферментативная коррекция ошибок в нуклеотидной последовательности молекулы ДНК. Механизмы ДНК-репарации защищают генетическую информацию организма от повреждений, вызываемых мутагенами окружающей среды.

**Пострепликативное восстановление** – обнаружение и замена неправильно спарившихся оснований во вновь синтезированной ДНК. Этот механизм действует до начала метилирования вновь реплицированной ДНК.

**Пререпликативная репарация** – вид репарации ДНК, который не связан с процессом репликации и происходит в соответствии с механизмами разъединения пиримидиновых димеров, фотореактивацией, или вырезанием поврежденных участков ДНК.

**SOS-репарация** – репарация поврежденной ДНК у *E. coli*, катализируемая ферментами, которые индуцируются сложным, но скоординированным механизмом. Это клеточная реакция на сильные повреждения ДНК, которые ингибируют репликацию.

**Световая репарация** – система репарации ДНК, при которой используется световая энергия для вырезания мутировавшего участка. Напр., у *E. coli* ген *phg* кодирует фотолиазу, которая связывается с мутировавшим сайтом в ДНК (димеры тимина) и выщепляет измененные нуклеотиды.



**Рестрикционные эндонуклеазы, рестриктазы** – любой бактериальный фермент, узнающий определенные нуклеотидные последовательности (сайты узнавания.) в двуничейной ДНК и катализирующий разрыв внутренних связей между специфическими нуклеотидами с образованием двуничейных разрывов с липкими или тупыми концами.

**Репликативная вилка** – структура молекул дуплексной ДНК, когда двойная спираль локально дестабилизируется путем взаимодействия ДНК с белком – праймосомой с образованием вилки Y-образной конфигурации, являющейся точкой роста в процессе ее репликации.

**Резолваза** – фермент, катализирующий сайт-специфическую рекомбинацию по специфическим последовательностям нуклеотидов между двумя транспозонами, входящими в коинтегративную структуру.

**РНК транспортная, тРНК** – низкомолекулярная РНК, обеспечивающая перенос аминокислот к рибосомам для включения их в белки. тРНК имеют специфическую вторичную структуру в виде "листа клевера". Модель "листа клевера" для вторичной структуры тРНК предложена Р. Холли с сотр. в 1965 г.

**Сайт рестрикции** – последовательность в молекуле ДНК, в месте расположения которой определенная рестрикционная нуклеаза разрезает её.

**Транскрипция-трансляция сцепленные; транскрипция, сопряженная с трансляцией** - процесс, наблюдаемый у прокариот, когда трансляция на молекулах иРНК начинается раньше, до полного завершения транскрипции.

**Транспозиция** - 1. Процесс вырезания транспозона из его исходного сайта, перенос и интеграция в др. сайт реципиентной ДНК. бактериофагов.

**Транскрипция** - синтез молекул РНК на ДНК- или РНК-матрице, осуществляемый ДНК-зависимой или РНК-зависимой РНК-полимеразой. Т. - первый этап реализации генетической информации, записанной в ДНК, осуществляемый с участием голофермента РНК-полимераза у прокариот и не менее 3 типов РНК-полимераз, транскрибирующих гены разных кластеров, у эукариот.

**Транскрипция обратная** – перенос генетической информации с РНК на ДНК с участием обратной транскриптазы.

**Экзоны** – последовательности эукариотных генов, которые, как правило, сохраняются при процессинге про-иРНК и образуют зрелую матричную, или информационную РНК. Э., как правило, чередуются с интронами. Термин предложен У.Гилбертом в 1978 году.

## Персоналии

**Баев Александр Александрович** (1904 – 1994) – молекулярный биолог, инициатор и первый руководитель программы «Геном человека» в РФ.

**Балтимор Дейвид**, *Baltimore, David* (род. 1938 г.) – американский биохимик, молекулярный биолог и вирусолог. Экспериментально доказал, что носителем генетической информации может быть не только молекула ДНК (дезоксирибонуклеиновой кислоты), но и молекула РНК (рибонуклеиновой кислоты). Открыл (одновременно с Х. М. Тёмином и независимо от него) явление обратной транскрипции. Разработал методы искусственного синтеза генов, заложив, таким образом, основы генной инженерии. За эти открытия в 1975 г. он был удостоен Нобелевской премии по физиологии и медицине (совместно с Х. М. Тёмином и Р. Дульбекко).

**Бидл Уэллс**, *Beadle George Wells* (1903 - 1989) – американский генетик. Автор работ по цитологии и генетике, а также исследований в области генетического контроля метаболизма, физических и химических основ наследственности. Нобелевская премия по медицине (1958) совместно с Э.Тейтемом и Дж. Ледербергом за исследования по генетике микроорганизмов.

**Бреннер Сидней** *Brenner Sydney* (род. 1927) — южно-африканский биолог, лауреат Нобелевской премии в области медицины и физиологии 2002 года. В 1960-х годах Бреннер внёс существенный вклад в раскрытие триплетного кода трансляции белка. В ходе эксперимента вместе с Ф. Криком они открыли мутации сдвига рамки.

**Вейсман Август**, *Weismann A.* (1834-1914) – немецкий биолог-эволюционист, автор умозрительных теорий наследственности и индивидуального развития, неверных в деталях, но в принципе предвосхитивших современные представления о дискретности носителей наследственной информации и их связи с хромосомами, а также концепции о роли наследственных задатков в индивидуальном развитии.

**Винклер Ганс**, *Winkler Hans Karl Albert* (1877–1945) – немецкий биолог, профессор ботаники. В 1920 году ввёл термин геном для гаплоидного набора хромосом.

**Гамов Георгий Антонович**, также известен как **Джордж Гамов** (1904 — 1968) – советский и американский физик-теоретик, астрофизик и популяризатор науки. Впервые чётко сформулировал проблему генетического кода.

**Де Фриз Гуго**, *Vries G. de* (1848–1935) – нидерландский ботаник, один из основателей учения об изменчивости и эволюции. Провел первые систематические исследования мутационного процесса. Разработал концепцию эволюции посредством мутаций (мутационная теория Де Фриза). Одновременно с К. Э. Корренсом и Э. Чермаком-Зейзенеггом вторично открыл законы Менделя (1900).

**Жакóб Франсуа́**, *Jacob François* (1920 – 2013) – французский микробиолог и генетик, лауреат Нобелевской премии по физиологии и

медицине в 1965 году (совместно с А. Львовым и Ж. Моно) «за открытия, касающиеся генетического контроля синтеза ферментов и вирусов».

**Кольцов Николай Константинович** (1872–1940) – русский биолог, основатель русской школы генетиков. Основоположник отечественной экспериментальной биологии. Первым разработал гипотезу молекулярного строения и матричной репродукции хромосом, предвосхитившую принципиальные положения современной молекулярной биологии и генетики.

**Корана Хар Гобинд**, Кхорана, *Khorana Har Gobind* (1922 – 2011) – индийский и – американский молекулярный биолог, лауреат Нобелевской премии по физиологии и медицине в 1968 году (совместно с Робертом Холли и Маршаллом Ниренбергом) «за расшифровку генетического кода и его роли в синтезе белков».

**Крик Фрэнсис**, *Crick Francis* (1916—2004) – британский молекулярный биолог, врач и нейробиолог, один из создателей модели строения ДНК. Лауреат Нобелевской премии по физиологии и медицине (1962) — совместно с Д. Уотсоном и Ф. Уилкинсом с формулировкой «за открытия, касающиеся молекулярной структуры нуклеиновых кислот и их значения для передачи информации в живых системах», сформулировал центральную догму молекулярной биологии.

**Ледерберг Джошуа**, *Lederberg Joshua* (1925 – 2008) — американский генетик и биохимик. Открыл механизм генетической рекомбинации у бактерий (1947). Нобелевская премия по физиологии и медицине (1958) совместно с Дж. Бидлом и Э.Тейтемом за исследования по генетике микроорганизмов: «за фундаментальные исследования организации генетического материала у бактерий».

**Мак-Клинток Бэрбара**, *McClintock Barbara* (1902 – 1992) – американский учёный-цитогенетик, лауреат Нобелевской премии по физиологии и медицине. Открыла рекомбинацию наследственной информации в результате кроссинговера во время мейоза; составила первую генетическую карту кукурузы; показала роль теломер и центромер; разработала теорию, объясняющую репрессию и экспрессию генетической информации при передаче от одного поколения к другому на примере кукурузы. В 1951 году открыла транспозоны. Ею был изучен механизм регуляции генов. Лауреат Нобелевской премии (1983) «За открытие мобильных генетических элементов».

**Мендель Грегор Иоганн**, *Mendel Gregor Johann* (1822 –1884) – чешский монах, основоположник генетики. Открыл закономерности наследования моногенных признаков (эти закономерности известны теперь как Законы Менделя).

**Мёллер Герман Джозеф**, *Muller German Joseph* (1890 – 1967) – американский генетик, один из основоположников радиационной генетики. Экспериментально доказал возможность возникновения искусственных мутаций под действием рентгеновских лучей (1927). Участвовал в разработке хромосомной теории наследственности. Нобелевская премия (1946).

**Мишер Фридрих**, *Miescher Friedrich* (1844 – 1895) – швейцарский физиолог, гистолог. В 1869 году открыл ДНК.

**Моно Жак Люсьен**, *Monod Jacques Lucien* (1910-1976), франц. биохимик и микробиолог. лауреат Нобелевской премии по физиологии и медицине в 1965 году (совместно с Андре Львовым и Франсуа Жакобом) «за открытия, касающиеся генетического контроля синтеза ферментов и вирусов».

**Морган Томас Хант**, *Thomas Hunt Morgan* (1866-1945) – американский биолог, эмбриолог, один из основоположников генетики, создатель хромосомной теории наследственности.

**Ниренберг Маршалл Уоррен** (*Nirenberg Marshall Warren* (1927—2010)) — американский биохимик и генетик, лауреат Нобелевской премии по физиологии и медицине в 1968 году (совместно с Робертом Холли и Харом Гобиндом Кораной) «за расшифровку генетического кода и его роли в синтезе белков».

**Очоа Северо**, *Ochoa Severo* (1905–1993), американский биохимик, удостоенный в 1959 Нобелевской премии по физиологии и медицине (совместно с А.Корнбергом) за открытие механизма биосинтеза нуклеиновых кислот.

**Роджер Дэвид Корнберг**, *Roger David Kornberg* (род. 1947) – американский биохимик, лауреат Нобелевской премии по химии (2006), в 2006 году был удостоен Нобелевской премии по химии за исследование механизма копирования клетками генетической информации.

**Тейтем Эдуард**, *Tatum Edward Lawri* (1909 – 1975) — американский биохимик и генетик, член Национальной академии наук США (1952). Открыл (совместно с Дж.Ледербергом, 1947) у бактерий явление генетической рекомбинации. Совместно с Дж.Бидлом выдвинул концепцию «один ген — один фермент», явившуюся основой биохимической генетики. Нобелевская премия (совместно с Дж. Бидлом и Дж.Ледербергом, 1958).

**Темин Хоуард Мартин**, *Temin Howard Martin* (1934 – 1994) – американский генетик, лауреат Нобелевской премии по физиологии и медицине в 1975 году (совместно с Д. Балтимором и Р. Дульбекко) «за открытия, касающиеся взаимодействия между онкогенными вирусами и генетическим материалом клетки».

**Уилкинс Морис Хью Фредерик**, *Wilkins Maurice Hugh Frederick* (1916 – 2004) – английский физик и биофизик, один из создателей модели строения ДНК. Лауреат Нобелевской премии по физиологии и медицине 1962г. (совместно с Д. Уотсоном и Ф. Криком «за открытия, касающиеся молекулярной структуры нуклеиновых кислот и их значения для передачи информации в живой материи»).

**Уотсон Джеймс Дьюи**, *Watson James Dewey* (род. 1928) – американский генетик, молекулярный биолог, один из создателей модели строения ДНК. Лауреат Нобелевской премии по физиологии и медицине 1962 г. (совместно с Фрэнсисом Криком и Морисом Х. Ф. Уилкинсом) «за открытие структуры молекулы ДНК». С 1989 года по 1992 год – организатор и руководитель проекта «Геном человека» по расшифровке последовательности человеческой ДНК.

**Франклин Розалинд**, *Franklin Rosalind* (1920–1958) – английский биофизик и учёный-рентгенограф, занималась изучением структуры ДНК, используя метод рентгенофтии. Сделанные ею снимки, по некоторым сведениям, послужили основанием для выводов о структуре ДНК, опубликованных впоследствии в журнале «Nature» Д. Уотсоном и Ф.Криком.

**Холли Роберт Уильям**, *Holley Robert William* (1922 – 1993) — американский биохимик, лауреат Нобелевской премии по физиологии и медицине в 1968 году (совместно с Х. Корана и М.Ниренбергом) «за расшифровку генетического кода и его роли в синтезе белков».

## ОТВЕТЫ К ЗАДАЧАМ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

### Тема 1. Митохондриальный геном

- 1) двухцепочечную кольцевую, линейную;
- 2) 20; 16,5;
- 3) двухцепочечную, H, L;
- 4) тРНК;
- 5) 22;
- 6) контрольный район (КР), репликации и транскрипции;
- 7) D-петля;
- 8) 2/3;
- 9) Против направления синтеза H-цепи;
- 10) TF1, репликации;
- 11) отсутствует кэп;
- 12) 55S;
- 13) Шайна-Дальгарно;
- 14) более 80;
- 15) ДНК-полимераза  $\gamma$ ;
- 16) по всему геному;
- 17) 19, ядра, «-9», «+1»;
- 18) кодирующие;
- 19) увеличивается, не изменяется;
- 20) дрожжей;
- 21) кинетопласт;
- 22) катенаны;
- 23) гиразы (топоизомеразы II);
- 24)  $\sigma$ -;
- 25) Во встраивании и вырезании U (урацила);
- 26) местом локализации паразита;
- 27) 16,5; 2400;
- 28) к внутри- и межмолекулярной рекомбинации;
- 29) кольцевой и линейной формы;
- 30) белка;
- 31) одинарные и двойные;
- 32) ядерной;
- 33) ядерной;
- 34) двойным;
- 35) метилированы;
- 36) 50; 100;
- 37) II;
- 38) *транс*-сплайсинг;
- 39) одной до десяти;
- 40) эндонуклеазы, ядерное;
- 41) отсутствие;
- 42) C в U и U в C, инициирующего кодона AUG; CCA;
- 43) а,б,в,г.

## Тема 2. Геном пластид

- 1) б;
- 2) а;
- 3) а,в,г;
- 4) б,в,г;
- 5) 1а,б,в,г; 2а,б,в;
- 6) б,г;
- 7) б;
- 8) в,б,а,г;
- 9) а,б,в;
- 10) а,б,в;
- 11) б,г,д,а,в;
- 12) в,б,е,г,а,д;
- 13) б;в,г;
- 14) б;
- 15) а,в;
- 16) а,в,г;
- 17) а,в,г;
- 18) а,в;
- 19) правильно;
- 20) неправильно, пластидный аппарат трансляции проявляет наибольшую эффективность по отношению к моногенным иРНК. Для участия в трансляции полигенный транскрипт должен быть подвержен расщеплению на самостоятельные иРНК;
- 21) правильно.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	4
Тема 1. МИТОХОНДРИАЛЬНЫЙ ГЕНОМ.....	5
Вопросы к семинару.....	5
Задачи для самоконтроля.....	25
Список рекомендуемой литературы.....	27
Тема 2. ГЕНОМ ПЛАСТИД .....	28
Вопросы к семинару.....	28
Задачи для самоконтроля.....	36
Список рекомендуемой литературы.....	38
Словарь терминов.....	39
Персоналии.....	42
Ответы к задачам для самоконтроля.....	46



Учебное издание

**Алаторцева Татьяна Алексеевна**

СТРУКТУРА ГЕНОМОВ КЛЕТОЧНЫХ ОРГАНЕЛЛ.  
ГЛАВЫ МОЛЕКУЛЯРНОЙ ГЕНЕТИКИ В СХЕМАХ, РИСУНКАХ И ВОПРОСАХ

*Учебно-методическое пособие  
для студентов биологического факультета*

---

Формат. Объем 2,7 п.л.

---

—