

ГЕНЕТИКА МИКРООРГАНИЗМОВ II

ЛЕКЦИЯ 5

ВОПРОСЫ

- ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЛЕДСТВЕННОГО МАТЕРИАЛА ПРОКАРИОТ
- ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ПРОКАРИОТ
- ГЕНЫ И ГЕНОМ ЭУКАРИОТ: ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА. МОЛЕКУЛЯРНАЯ СТРУКТУРА И СВОЙСТВА ГЕНОМА ДЛЯ РАЗЛИЧНЫХ УРОВНЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИЗНИ В СРАВНИТЕЛЬНОМ АСПЕКТЕ
- ГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ГРИБОВ
- ГЕНОМ *SACCHAROMYCES CEREVISIAE* (ПЕКАРСКИЕ ДРОЖЖИ)
- ГЕНОМ *HAEMATOCOCCUS PLUVIALIS* (ХЕМАТОКОКУС)
- ГЕНОМ *TETRAHYMENA THERMOPHILA* (ТЕТРАХИМЕНА)

ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЛЕДСТВЕННОГО МАТЕРИАЛА БАКТЕРИЙ

- НАСЛЕДСТВЕННЫЙ АППАРАТ БАКТЕРИЙ ПРЕДСТАВЛЕН ОДНОЙ ХРОМОСОМОЙ, КОТОРАЯ ПРЕДСТАВЛЯЕТ СОБОЙ МОЛЕКУЛУ ДНК, ОНА СПИРАЛИЗОВАНА И СВЕРНУТА В КОЛЬЦО. ЭТО КОЛЬЦО В ОДНОЙ ТОЧКЕ ПРИКРЕПЛЕНО К ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МЕМБРАНЕ. НА БАКТЕРИАЛЬНОЙ ХРОМОСОМЕ РАСПОЛАГАЮТСЯ ОТДЕЛЬНЫЕ ГЕНЫ.
- ФУНКЦИОНАЛЬНЫМИ ЕДИНИЦАМИ ГЕНОМА БАКТЕРИЙ ЯВЛЯЮТСЯ: ГЕНЫ, IS-ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ; ТРАНСПОЗОНЫ; ПЛАЗМИДЫ.
- **IS-ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ** — ЭТО КОРОТКИЕ ФРАГМЕНТЫ ДНК. ОНИ НЕ НЕСУТ СТРУКТУРНЫХ (КОДИРУЮЩИХ БЕЛОК) ГЕНОВ, А СОДЕРЖАТ ТОЛЬКО ГЕНЫ, ОТВЕТСТВЕННЫЕ ЗА ТРАНСПОЗИЦИЮ (СПОСОБНОСТЬ ПЕРЕМЕЩАТЬСЯ ПО ХРОМОСОМЕ И ВСТРАИВАТЬСЯ В РАЗЛИЧНЫЕ ЕЕ УЧАСТКИ).
- **ТРАНСПОЗОНЫ** — ЭТО БОЛЕЕ КРУПНЫЕ МОЛЕКУЛЫ ДНК. ПОМИМО ГЕНОВ, ОТВЕТСТВЕННЫХ ЗА ТРАНСПОЗИЦИЮ, ОНИ СОДЕРЖАТ И СТРУКТУРНЫЙ ГЕН. ТРАНСПОЗОНЫ СПОСОБНЫ ПЕРЕМЕЩАТЬСЯ ПО ХРОМОСОМЕ. ИХ ПОЛОЖЕНИЕ СКАЗЫВАЕТСЯ НА ЭКСПРЕССИИ ГЕНОВ. ТРАНСПОЗОНЫ МОГУТ СУЩЕСТВОВАТЬ И ВНЕ ХРОМОСОМЫ (АВТОНОМНО), НО НЕСПОСОБНЫ К АВТОНОМНОЙ РЕПЛИКАЦИИ.
- **ПЛАЗМИДЫ** — ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ ВНЕХРОМОСОМНЫЙ ГЕНЕТИЧЕСКИЙ МАТЕРИАЛ. ПРЕДСТАВЛЯЕТ СОБОЙ КОЛЬЦЕВУЮ, ДВУНИТЕВУЮ МОЛЕКУЛУ ДНК, ГЕНЫ КОТОРОЙ КОДИРУЮТ ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ СВОЙСТВА, ПРИДАВАЯ СЕЛЕКТИВНЫЕ ПРЕИМУЩЕСТВА КЛЕТКАМ. ПЛАЗМИДЫ СПОСОБНЫ К АВТОНОМНОЙ РЕПЛИКАЦИИ, Т. Е. НЕЗАВИСИМО ОТ ХРОМОСОМЫ ИЛИ ПОД СЛАБЫМ ЕЕ КОНТРОЛЕМ. ЗА СЧЕТ АВТОНОМНОЙ РЕПЛИКАЦИИ ПЛАЗМИДЫ МОГУТ ДАВАТЬ ЯВЛЕНИЕ АМПЛИФИКАЦИИ: ОДНА И ТА ЖЕ ПЛАЗМИДА МОЖЕТ НАХОДИТЬСЯ В НЕСКОЛЬКИХ КОПИЯХ, ТЕМ САМЫМ УСИЛИВАЯ ПРОЯВЛЕНИЕ ДАННОГО ПРИЗНАКА.
- ПОТЕРЯ КЛЕТКОЙ ПЛАЗМИДЫ НЕ ПРИВОДИТ К ЕЕ ГИБЕЛИ. В ОДНОЙ И ТОЙ ЖЕ КЛЕТКЕ МОГУТ НАХОДИТЬСЯ РАЗНЫЕ ПЛАЗМИДЫ.
- РАЗЛИЧАЮТ ДВА ВИДА ИЗМЕНЧИВОСТИ — ФЕНОТИПИЧЕСКУЮ И ГЕНОТИПИЧЕСКУЮ.
- ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ — МОДИФИКАЦИИ — НЕ ЗАТРАГИВАЕТ ГЕНОТИП. МОДИФИКАЦИИ ЗАТРАГИВАЮТ БОЛЬШИНСТВО ОСОБЕЙ В ПОПУЛЯЦИИ. ОНИ НЕ ПЕРЕДАЮТСЯ ПО НАСЛЕДСТВУ И С ТЕЧЕНИЕМ ВРЕМЕНИ ЗАТУХАЮТ, Т. Е. ВОЗВРАЩАЮТСЯ К ИСХОДНОМУ ФЕНОТИПУ.
- ГЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЗАТРАГИВАЕТ ГЕНОТИП. В ОСНОВЕ ЕЕ ЛЕЖАТ МУТАЦИИ И РЕКОМБИНАЦИИ.
- МУТАЦИИ — ИЗМЕНЕНИЕ ГЕНОТИПА, СОХРАНЯЮЩЕЕСЯ В РЯДУ ПОКОЛЕНИЙ И СОПРОВОЖДАЮЩЕЕСЯ ИЗМЕНЕНИЕМ ФЕНОТИПА. ОСОБЕННОСТЯМИ МУТАЦИЙ У БАКТЕРИЙ ЯВЛЯЕТСЯ ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ЛЕГКОСТЬ ИХ ВЫЯВЛЕНИЯ.
- ПО ЛОКАЛИЗАЦИИ РАЗЛИЧАЮТ МУТАЦИИ: ГЕННЫЕ (ТОЧЕЧНЫЕ); ХРОМОСОМНЫЕ; ПЛАЗМИДНЫЕ.
- ПО ПРОИСХОЖДЕНИЮ МУТАЦИИ МОГУТ БЫТЬ СПОНТАННЫМИ (МУТАГЕН НЕИЗВЕСТЕН); ИНДУЦИРОВАННЫМИ (МУТАГЕН ИЗВЕСТЕН).
- РЕКОМБИНАЦИИ — ЭТО ОБМЕН ГЕНЕТИЧЕСКИМ МАТЕРИАЛОМ МЕЖДУ ДВУМЯ ОСОБЯМИ С ПОЯВЛЕНИЕМ РЕКОМБИНАНТНЫХ ОСОБЕЙ С ИЗМЕНЕННЫМ ГЕНОТИПОМ.
- У БАКТЕРИЙ СУЩЕСТВУЕТ НЕСКОЛЬКО МЕХАНИЗМОВ РЕКОМБИНАЦИИ: КОНЬЮГАЦИЯ; СЛИЯНИЕ ПРОТОПЛАСТОВ; ТРАНСФОРМАЦИЯ; ТРАНСДУКЦИЯ.
- КОНЬЮГАЦИЯ — ОБМЕН ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИЕЙ ПРИ НЕПОСРЕДСТВЕННОМ КОНТАКТЕ ДОНОРА И РЕЦИПИЕНТА. НАИБОЛЕЕ ВЫСОКАЯ ЧАСТОТА ПЕРЕДАЧИ У ПЛАЗМИД, ПРИ ЭТОМ ПЛАЗМИДЫ МОГУТ ИМЕТЬ РАЗНЫХ ХОЗЯЕВ. ПОСЛЕ ОБРАЗОВАНИЯ МЕЖДУ ДОНОРОМ И РЕЦИПИЕНТОМ КОНЬЮГАЦИОННОГО МОСТИКА ОДНА НИТЬ ДНК-ДОНОРА ПОСТУПАЕТ ПО НЕМУ В КЛЕТКУ-РЕЦИПИЕНТ. ЧЕМ ДОЛЬШЕ ЭТОТ КОНТАКТ, ТЕМ БОЛЬШАЯ ЧАСТЬ ДОНОРСКОЙ ДНК МОЖЕТ БЫТЬ ПЕРЕДАНА РЕЦИПИЕНТУ.
- СЛИЯНИЕ ПРОТОПЛАСТОВ — МЕХАНИЗМ ОБМЕНА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИЕЙ ПРИ НЕПОСРЕДСТВЕННОМ КОНТАКТЕ УЧАСТКОВ ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МЕМБРАНЫ У БАКТЕРИЙ, ЛИШЕННЫХ КЛЕТОЧНОЙ СТЕНКИ.
- ТРАНСФОРМАЦИЯ — ПЕРЕДАЧА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ В ВИДЕ ИЗОЛИРОВАННЫХ ФРАГМЕНТОВ ДНК ПРИ НАХОЖДЕНИИ РЕЦИПИЕНТНОЙ КЛЕТКИ В СРЕДЕ, СОДЕРЖАЩЕЙ ДНК-ДОНОРА. ДЛЯ ТРАНСФОРМАЦИИ НЕОБХОДИМО ОСОБОЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ КЛЕТКИ-РЕЦИПИЕНТА — КОМПЕТЕНТНОСТЬ. ЭТО СОСТОЯНИЕ ПРИСУЩЕ АКТИВНО ДЕЛЯЩИМСЯ КЛЕТКАМ, В КОТОРЫХ ИДУТ ПРОЦЕССЫ РЕПЛИКАЦИИ СОБСТВЕННЫХ НУКЛЕИНОВЫХ КИСЛОТ. В ТАКИХ КЛЕТКАХ ДЕЙСТВУЕТ ФАКТОР КОМПЕТЕНЦИИ — ЭТО БЕЛОК, КОТОРЫЙ ВЫЗЫВАЕТ ПОВЫШЕНИЕ ПРОНИЦАЕМОСТИ КЛЕТОЧНОЙ СТЕНКИ И ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МЕМБРАНЫ, ПОЭТОМУ ФРАГМЕНТ ДНК МОЖЕТ ПРОНИКАТЬ В ТАКУЮ КЛЕТКУ.
- ТРАНСДУКЦИЯ — ЭТО ПЕРЕДАЧА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ МЕЖДУ БАКТЕРИАЛЬНЫМИ КЛЕТКАМИ С ПОМОЩЬЮ УМЕРЕННЫХ ТРАНСДУЦИРУЮЩИХ ФАГОВ. ТРАНСДУЦИРУЮЩИЕ ФАГИ МОГУТ ПЕРЕНОСИТЬ ОДИН ГЕН ИЛИ БОЛЕЕ.
- ТРАНСДУКЦИЯ БЫВАЕТ: СПЕЦИФИЧЕСКОЙ (ПЕРЕНОСИТСЯ ВСЕГДА ОДИН И ТОТ ЖЕ ГЕН, ТРАНСДУЦИРУЮЩИЙ ФАГ ВСЕГДА РАСПОЛАГАЕТСЯ В ОДНОМ И ТОМ ЖЕ МЕСТЕ); НЕСПЕЦИФИЧЕСКОЙ (ПЕРЕДАЮТСЯ РАЗНЫЕ ГЕНЫ, ЛОКАЛИЗАЦИЯ ТРАНСДУЦИРУЮЩЕГО ФАГА НЕПОСТОЯННА).

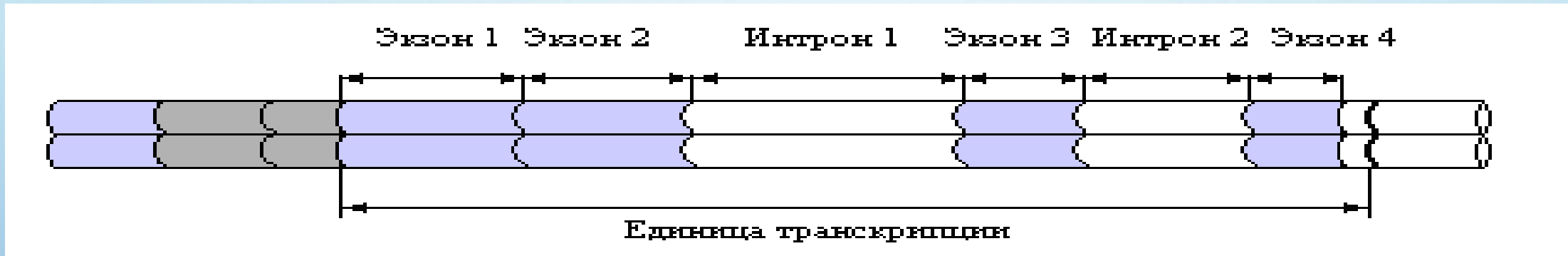
ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ПРОКАРИОТ

- ХРОМОСОМЫ БАКТЕРИЙ (И СООТВЕТСТВЕННО ПЛАЗМИД) РАСПОЛАГАЮТСЯ СВОБОДНО В ЦИТОПЛАЗМЕ, НЕ ОТГРАНИЧЕНЫ ОТ НЕЕ НИКАКИМИ МЕМБРАНАМИ, НО СВЯЗАНЫ С ОПРЕДЕЛЕННЫМИ РЕЦЕПТОРАМИ НА ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МЕМБРАНЕ. ПОСКОЛЬКУ ДЛИНА ХРОМОСОМЫ ВО МНОГО РАЗ ПРЕВЫШАЕТ ДЛИНУ БАКТЕРИАЛЬНОЙ КЛЕТКИ (ДЛИНА БАКТЕРИЙ В СРЕДНЕМ 1,5 - 3,0 МКМ, А ДЛИНА ХРОМОСОМ ОКОЛО 1 ММ (У *E.COLI*), ХРОМОСОМА ОСОБЫМ КОМПАКТНЫМ ОБРАЗОМ В НЕЙ УПАКОВАНА. ХРОМОСОМНАЯ ДНК НАХОДИТСЯ В СУПЕРСПИРАЛИЗОВАННОЙ ФОРМЕ И СВЕРНУТА В ВИДЕ ПЕТЕЛЬ, ЧИСЛО КОТОРЫХ СОСТАВЛЯЕТ 12 - 80 НА ХРОМОСОМУ. ПЕТЛИ В ЦЕНТРЕ НУКЛЕОИДА ОБЪЕДИНЯЮТСЯ ЗА СЧЕТ СВЯЗЫВАНИЯ ДНК С СЕРДЦЕВИННОЙ СТРУКТУРОЙ, ПРЕДСТАВЛЕННОЙ МОЛЕКУЛАМИ РНК (4,5 РНК). ТАКАЯ УПАКОВКА ОБЕСПЕЧИВАЕТ ПОСТОЯННУЮ ТРАНСКРИПЦИЮ ОТДЕЛЬНЫХ ОПЕРОНОВ ХРОМОСОМЫ И НЕ ПРЕПЯТСТВУЕТ ЕЕ РЕПЛИКАЦИИ.
- БАКТЕРИИ ЯВЛЯЮТСЯ ГАПЛОИДНЫМИ ОРГАНИЗМАМИ, ТО ЕСТЬ ИМЕЮТ ОДИН НАБОР ГЕНОВ, СОДЕРЖАНИЕ ДНК У НИХ НЕПОСТОЯННО. НО ОНО МОЖЕТ ПРИ БЛАГОПРИЯТНЫХ УСЛОВИЯХ ДОСТИГАТЬ ЗНАЧЕНИЙ, ЭКВИВАЛЕНТНЫХ ПО МАССЕ 2, 4, 6 И ДАЖЕ 8 ХРОМОСОМАМ. У ВСЕХ ПРОЧИХ ЖИВЫХ СУЩЕСТВ СОДЕРЖАНИЕ ДНК ПОСТОЯННОЕ, И ОНО УДВАИВАЕТСЯ (КРОМЕ ВИРУСОВ И ПЛАЗМИД) ПЕРЕД ДЕЛЕНИЕМ.
- У БАКТЕРИЙ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ ПЕРЕДАЧА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ ПРОИСХОДИТ НЕ ТОЛЬКО ПО ВЕРТИКАЛИ, ТО ЕСТЬ ОТ РОДИТЕЛЬСКОЙ КЛЕТКИ ДОЧЕРНИМ, НО И ПО ГОРИЗОНТАЛИ С ПОМОЩЬЮ РАЗЛИЧНЫХ МЕХАНИЗМОВ: КОНЬЮГАЦИИ, ТРАНСДУКЦИИ, ТРАНСФОРМАЦИИ.
- У БАКТЕРИЙ ОЧЕНЬ ЧАСТО ПОМИМО ХРОМОСОМНОГО ГЕНОМА ИМЕЕТСЯ ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ ПЛАЗМИДНЫЙ ГЕНОМ, НАДЕЛЯЮЩИЙ ИХ ВАЖНЫМИ БИОЛОГИЧЕСКИМИ СВОЙСТВАМИ, НЕРЕДКО СПЕЦИФИЧЕСКИМ ИММУНИТЕТОМ К РАЗЛИЧНЫМ АНТИБИОТИКАМ И ДРУГИМ ХИМИОПРЕПАРАТАМ.

ГЕНЫ ЭУКАРИОТ: ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ГЕНОВ ЭУКАРИОТ

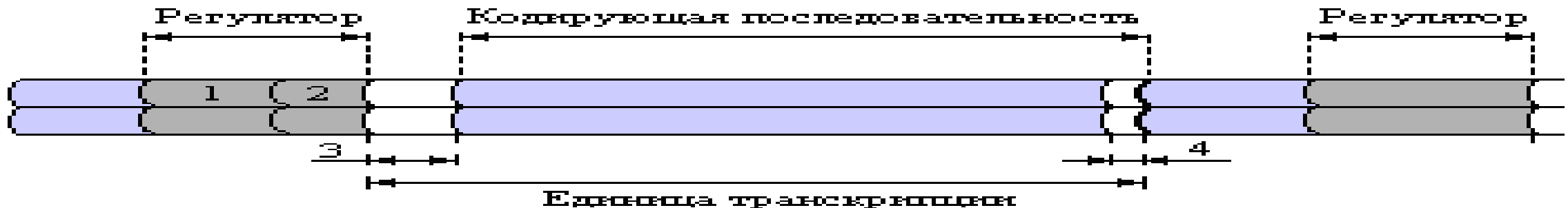
1 СТРОЕНИЕ:

- ПРЕРЫВНОСТЬ, Т.К. НАБЛЮДАЕТСЯ В НИХ ЧЕРЕДОВАНИЕ КОДИРУЕМЫХ (ЭКЗОНЫ) И НЕКОДИРУЕМЫХ (ИНТРОНЫ) ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ НУКЛЕОТИДОВ.2



2. Транскрипция:

Гены эукариот моноцистронны, т.к. каждая транскрипционная единица имеет свой собственный набор регуляторов транскрипции (промотор, терминатор).



- ТРАНСКРИПЦИЮ ВЕДУТ ТРИ РАЗЛИЧНЫЕ ПО КЛАССУ РНК-ПОЛИМЕРАЗЫ: I, II И III, КОТОРЫЕ, СООТВЕТСТВЕННО СИНТЕЗИРУЮТ РРНК, МРНК И ТРНК.

ТРИ КЛАССА ГЕНОВ ЭУКАРИОТ ПО СИСТЕМЕ ТРАНСКРИПЦИИ:

- ГЕНЫ ПЕРВОГО КЛАССА ТРАНСКРИБИРУЮТСЯ РНК-ПОЛИМЕРАЗОЙ I, ЭТО ГЕНЫ ТРЕХ РИБОСОМНЫХ РНК – 5,8S-, 18S- И 28S-РНК;
- ГЕНЫ ВТОРОГО КЛАССА ТРАНСКРИБИРУЮТСЯ РНК-ПОЛИМЕРАЗОЙ II, ЭТО ГЕНЫ МРНК И МЯРНК,
- ГЕНЫ ТРЕТЬЕГО КЛАССА ТРАНСКРИБИРУЮТСЯ РНК-ПОЛИМЕРАЗОЙ III, ЭТО ГЕНЫ НИЗКОМОЛЕКУЛЯРНЫХ РНК, УЧАСТВУЮЩИЕ В СИНТЕЗЕ БЕЛКОВ (ГЕНЫ ТРНК И 5S-РНК), ИХ ВНУТРИКЛЕТОЧНОМ ТРАНСПОРТЕ (ГЕНЫ 7SL-РНК, МЦРНК) И В ПОСТ ТРАНСКРИПЦИОННОМ ПРОЦЕССИНГЕ (ГЕНЫ U6-РНК; ГЕНЫ 7SK-РНК И ALU-РНК).
- СРЕДНИЙ РАЗМЕР ГЕНА СОСТАВЛЯЕТ ПРИМЕРНО 50 ТЫСЯЧ НУКЛЕОТИДОВ.

3. РЕГУЛЯЦИЯ. ОСОБЕННОСТЬЮ ТРАНСКРИПЦИОННОГО АППАРАТА ЭУКАРИОТИЧЕСКИХ КЛЕТОК ЯВЛЯЕТСЯ НАЛИЧИЕ В ДНК СПЕЦИФИЧЕСКИХ ЛОКУСОВ:

- ЭНХАНСЕРОВ, КОТОРЫЕ УЧАСТВУЮТ В РЕГУЛЯЦИИ АКТИВНОСТИ ГЕНОВ, УВЕЛИЧИВАЯ ЭФФЕКТИВНОСТЬ ТРАНСКРИПЦИИ БЛИЖАЙШЕГО ГЕНА В ДЕСЯТКИ И СОТНИ РАЗ.
- САЙЛЕНСЕРОВ, В ПРИСУТСТВИИ КОТОРЫХ ТРАНСКРИПЦИОННАЯ АКТИВНОСТЬ РНК-ПОЛИМЕРАЗЫ II УМЕНЬШАЕТСЯ.

4. ФОРМИРОВАНИЕ ТРАНСКРИПТА

- ТРАНСКРИПЦИЯ ГЕНОВ У ЭУКАРИОТ ПРОИСХОДИТ В ЯДРАХ, ЧТО ПРИВОДИТ К ОБРАЗОВАНИЮ РНК-ПРЕДШЕСТВЕННИКОВ (ПРЕ-МРНК).
- ПРИ РАССМОТРЕНИИ МЕХАНИЗМА ТЕРМИНАЦИИ ТРАНСКРИПЦИИ, ОСУЩЕСТВЛЯЕМОЙ РНК-ПОЛИМЕРАЗОЙ II, СЛЕДУЕТ РАЗЛИЧАТЬ ДВА ПРОЦЕССА — ОКОНЧАНИЕ СИНТЕЗА ТРАНСКРИПТОВ И ОБРАЗОВАНИЕ 3'-КОНЦА МРНК.

5. СПЛАЙСИНГ

- МАТРИЧНУЮ РОЛЬ РНК ВЫПОЛНЯЮТ ТОЛЬКО В ЦИТОПЛАЗМЕ. ПЕРЕД ПЕРЕМЕЩЕНИЕМ ИЗ ЯДРА В ЦИТОПЛАЗМУ ПРЕДШЕСТВЕННИКИ МРНК УКРАЧИВАЮТСЯ И ПРЕВРАЩАЮТСЯ В МРНК. РАЗМЕР ТИПИЧНОГО ГЕНА И ЯДЕРНОЙ РНК МЛЕКОПИТАЮЩИХ СОСТАВЛЯЕТ 15—17 Т.П.Н., А РАЗМЕР МРНК — ОКОЛО 2 Т.П.Н. РАЗНИЦА В РАЗМЕРАХ ЯДЕРНОЙ И ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МРНК ЯВЛЯЕТСЯ СЛЕДСТВИЕМ СПЛАЙСИНГА — ПРОЦЕССА УДАЛЕНИЯ ИНТРОНОВ ИЗ ПРЕ-МРНК И ФОРМИРОВАНИЯ НЕПРЕРЫВНОЙ БЕЛОК-КОДИРУЮЩЕЙ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ НУКЛЕОТИДОВ.
- СПЛАЙСИНГ ОДИН ИЗ ЯРКИХ ПРИМЕРОВ ГЕННОЙ ИНЖЕНЕРИИ, ОСУЩЕСТВЛЯЕМОЙ ПРИРОДОЙ.

6. ТРАНСЛЯЦИЯ

- МРНК ЭУКАРИОТ ПО СВОЕЙ ПРИРОДЕ МОНОЦИСТРОННА, ПОЭТОМУ ДЛЯ ПОСАДКИ НА НЕЕ РИБОСОМ И ИНИЦИАЦИИ ТРАНСЛЯЦИИ ВЫРАБОТАЛСЯ МЕХАНИЗМ, АКТИВНУЮ РОЛЬ В КОТОРОЙ (ИНИЦИАЦИЯ ТРАНСЛЯЦИИ) ИГРАЕТ 7-МЕТИЛГУАНОЗИН. ОН РАСПОЗНАЕТСЯ БЕЛКОМ СВР (CAP BINDING PROTEIN), СПОСОБСТВУЮЩЕМ СВЯЗЫВАНИЮ НЕСКОЛЬКИХ ФАКТОРОВ ИНИЦИАЦИИ ТРАНСЛЯЦИИ И ПОСАДКЕ МАЛОЙ СУБЪЕДИНИЦЫ РИБОСОМЫ НА МРНК И ЕЕ ПРОДВИЖЕНИЮ К СТАРТОВОМУ КОДОНУ. ИЗ НЕСКОЛЬКИХ AUG-КОДОНОВ, ВСТРЕЧАЮЩИХСЯ НА ПУТИ ДВИЖЕНИЯ РИБОСОМЫ, ТОЛЬКО ТОТ ЯВЛЯЕТСЯ СТАРТОВЫМ, КОТОРЫЙ ВХОДИТ В СОСТАВ САЙТА СБОРКИ РИБОСОМ. КАК ПРАВИЛО, В ПОДОБНЫЕ САЙТЫ ВХОДИТ ПЕРВЫЙ AUG-КОДОН С 5'-КОНЦА МРНК. ЗДЕСЬ БОЛЬШАЯ СУБЪЕДИНИЦА ВОССОЕДИНЯЕТСЯ С МАЛОЙ И НАЧИНАЕТСЯ САМ АКТ ТРАНСЛЯЦИИ.

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ГЕНОВ ПРО- И ЭУКАРИОТ ИМЕЕТ ОБЩИЕ И СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ

- 1 ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГЕНОВ:
- 1.1 К СЕГМЕНТАМ ДНК, СОСТАВЛЯЮЩИМ ГЕН, ВХОДЯТ ТРАНСКРИПЦИОННАЯ ЕДИНИЦА И РЕГУЛЯТОРЫ ЭКСПРЕССИИ: ИНИЦИАЦИИ (ПРОМОТОР), ТЕРМИНАЦИИ (ТЕРМИНАТОР) И ЧАСТОТЫ ИНИЦИАЦИИ.
- 1.2 ЕДИНИЦА ТРАНСКРИПЦИИ – УЧАСТОК ДНК МЕЖДУ САЙТАМИ, В КОТОРЫХ НАЧИНАЕТСЯ И ЗАКАНЧИВАЕТСЯ ТРАНСКРИПЦИЯ. ЕДИНИЦА ТРАНСКРИПЦИИ КОДИРУЕТ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ ПЕРВИЧНОГО ПРОДУКТА (РНК, БЕЛОК).
- 1.3 ПРОМОТОР – РЕГУЛЯТОРНЫЙ ЭЛЕМЕНТ, ПРЕДСТАВЛЕННЫЙ МИНИМАЛЬНОЙ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬЮ НА 5'–КОНЦЕ ГЕНА И НЕОБХОДИМЫЙ ДЛЯ НАЧАЛА ПРАВИЛЬНОЙ ТРАНСКРИПЦИИ.
- 1.4 ТЕРМИНАТОР – РЕГУЛЯТОРНЫЙ ЭЛЕМЕНТ, ПРЕДСТАВЛЕННЫЙ МИНИМАЛЬНОЙ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬЮ НА 3' – КОНЦЕ ГЕНА (У ПРОКАРИОТ ИНВЕРТИРОВАННЫЕ ПОВТОРЫ В ВИДЕ ШПИЛЕК) И НЕОБХОДИМЫЙ ДЛЯ ПОДАЧИ СИГНАЛА ОБ ОСТАНОВКЕ ТРАНСКРИПЦИИ.
- 1.5 ТРАНСКРИПЦИЯ ГЕНА ОСУЩЕСТВЛЯЕТСЯ СЛЕВА НАПРАВО. ЦЕПЬ, КОТОРАЯ СЛУЖИТ МАТРИЦЕЙ ДЛЯ РНК-ТРАНСКРИПТА, НАЗЫВАЕТСЯ СМЫСЛОВОЙ. СМЫСЛОВАЯ ЦЕПЬ СЧИТЫВАЕТСЯ РНК-ТРАНСКРИПТОМ В НАПРАВЛЕНИИ 5'→3'.

- 2 СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ГЕНОВ:
- 2.1 ТРАНСКРИПЦИОННАЯ ЕДИНИЦА ПРОКАРИОТ МОЖЕТ БЫТЬ МОНО- И ПОЛИЦИСТРОННОЙ.
- МОНОЦИСТРОННЫЕ ЕДИНИЦЫ ТРАНСКРИПЦИИ СОДЕРЖАТ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ, КОДИРУЮЩУЮ ТОЛЬКО ОДИН БЕЛОК ИЛИ СТАБИЛЬНУЮ РНК, А ПОЛИЦИСТРОННЫЕ – НЕСКОЛЬКО ТИПОВ БЕЛКОВ ИЛИ РНК.
- НУКЛЕОТИДНАЯ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ, В КОТОРОЙ ЗАКОДИРОВАНА ИНФОРМАЦИЯ, БОЛЕЕ ЧЕМ ОДНОГО БЕЛКА НАЗЫВАЕТСЯ *ОПЕРОНОМ*. ЧИСЛО ГЕНОВ, ВХОДЯЩИЕ В СОСТАВ ОПЕРОНА ИМЕЮТ ТОЛЬКО ОДИН ОБЩИЙ НАБОР РЕГУЛЯТОРНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ.

- 2.2 ТРАНСКРИПЦИОННАЯ ЕДИНИЦА ЭУКАРИОТ ИМЕЕТ МОЗАИЧНОЕ СТРОЕНИЕ И ХАРАКТЕРИЗУЕТСЯ ЧЕРЕДОВАНИЕМ КОДИРУЮЩИХ (ЭКЗОНЫ) И НЕКОДИРУЮЩИХ (ИНТРОНЫ) ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ. НАИБОЛЬШЕЕ ЧИСЛО ИНТРОНОВ ПРЕДСТАВЛЕНО В ГЕНОМАХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ИНФИЦИРУЮЩИХ ИХ ВИРУСОВ. В ГЕНОМЕ ЭУКАРИОТ ИНТРОНЫ ЧАЩЕ ВСТРЕЧАЮТСЯ В ГЕНАХ, КОДИРУЮЩИЕ БЕЛКИ И ТРНК, РЕЖЕ – В ГЕНАХ - РРНК И ОТСУТСТВУЮТ В ГЕНАХ, КОДИРУЮЩИЕ ПЯТЬ ГИСТОНОВ, А- В-ИНТЕРФЕРОНЫ, 5,8S-, 5S-РРНК; U-РНК, 7SL-РНК И 7SK-РНК.
- ИНТРОНЫ РАСПОЛАГАЮТСЯ В ЕДИНИЦАХ ТРАНСКРИПЦИИ НЕ СЛУЧАЙНЫМ ОБРАЗОМ, ТАК В ГЕНАХ ТРНК ОНИ ПРИМЫКАЮТ К ПЕТЛЯМ АНТИКОДОНОВ, А В БЕЛОК – КОДИРУЮЩИХ ГЕНАХ ЧАСТО НАХОДЯТСЯ МЕЖДУ СЕГМЕНТАМИ, КОТОРЫЕ КОДИРУЮТ ОТДЕЛЬНЫЕ СТРУКТУРНЫЕ ИЛИ ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ДОМЕНЫ БЕЛКА. РАЗМЕРЫ ИНТРОНОВ КОЛЕБЛЕТСЯ В ПРЕДЕЛАХ ОТ 10 Н.П. ДО 10 КВ, А ЭКЗОНОВ - ОТ 50 ДО 300 Н.П. В ЦЕЛОМ, ОБЩАЯ ДЛИНА ИНТРОНОВ ПРЕВЫШАЕТ СУММАРНУЮ ДЛИНУ ЭКЗОНОВ ОБЫЧНО ОТ ДВУХ ДО ДЕСЯТИ РАЗ.

- 2.3 ПРОМОТОР ПРОКАРИОТ ИМЕЕТ ДВА САЙТА СВЯЗЫВАНИЯ ДЛЯ РНК-ПОЛИМЕРАЗЫ: TTGAC–ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ И ТАТА–БОКС. БЛАГОДАРЯ ПЕРВОЙ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ ГЕН КОНТАКТИРУЕТ С ФЕРМЕНТОМ, ВТОРОЙ – ЛОКАЛЬНОЕ РАСКРУЧИВАНИЕ СПИРАЛИ.
- 2.4 У ЭУКАРИОТ КАЖДЫЙ СТРУКТУРНЫЙ ГЕН ИМЕЕТ СВОЙ СОБСТВЕННЫЙ НАБОР РЕГУЛЯТОРНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ, КАЖДЫЙ ИЗ НИХ ИМЕЕТ ПРОМОТОРНЫЙ УЧАСТОК (ТАТА-БОКС) ИЗ ВОСЬМИ НУКЛЕОТИДОВ, ВКЛЮЧАЮЩИЙ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ ТАТА; ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ ССААТ (САТ-БОКС); УЧАСТОК ИЗ ПОВТОРЯЮЩИХСЯ ДИНУКЛЕОТИДОВ GC (GC-БОКС). ЕСЛИ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ ТАТА ОТСУТСТВУЕТ ИЛИ КАРДИНАЛЬНО ИЗМЕНЕНА, ТО ТРАНСКРИПЦИЯ СТРУКТУРНОГО ГЕНА СТАНОВИТСЯ НЕВОЗМОЖНОЙ.

- 2.5 ГЕНЫ ЭУКАРИОТ СНАБЖЕНЫ РЕГУЛЯТОРАМИ ЧАСТОТЫ ИНИЦИАЦИИ ТРАНСКРИПЦИИ, КОТОРЫЕ ОТВЕТСТВЕННЫ ЗА ТКАНЕСПЕЦИФИЧНОСТЬ ГЕНОВ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЭУКАРИОТ. ЭТИ ОБЛАСТИ ТАК РАЗНООБРАЗНЫ ПО СТРОЕНИЮ, ПОЛОЖЕНИЮ И ФУНКЦИЯМ, ЧТО ДЛЯ НИХ ТРУДНО НАЙТИ ОДНО ПРОСТОЕ И ЕМКОЕ НАЗВАНИЕ. КРОМЕ ТОГО, В КЛЕТКАХ ЭУКАРИОТ ИМЕЕТСЯ ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МЕХАНИЗМ КОНТРОЛЯ АКТИВНОСТИ ГЕНОВ - «РНК-ИНТЕРФЕРЕНЦИЯ» (RNA INTERFERENCE), КОТОРАЯ СВОДИТСЯ К ПРЕДОТВРАЩЕНИЮ СИНТЕЗА НЕЖЕЛАТЕЛЬНОГО ДЛЯ КЛЕТКИ ПОЛИПЕПТИДА НА УРОВНЕ ТРАНСКРИПЦИИ (КАК СОБСТВЕННОГО, ТАК И ЧУЖЕРОДНОГО РНК). БЕЛКИ-РЕГУЛЯТОРЫ АКТИВНОСТИ ГЕНОВ – ЭТО ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЕ БЕЛКИ, ПРЕДНАЗНАЧЕННЫЕ ДЛЯ РАСПОЗНАВАНИЯ КОНКРЕТНЫХ ГЕНОВ С ЦЕЛЮ ЕГО ВКЛЮЧЕНИЯ (БЕЛКИ – АКТИВАТОРЫ ГЕНА) ИЛИ ВЫКЛЮЧЕНИЯ (БЕЛКИ – РЕПРЕССОРЫ ГЕНА).

СВОЙСТВА ГЕНОВ

- ГЕН ДИСКРЕТЕН, Т.К. ПРЕДСТАВЛЯЕТ СОБОЙ ОПРЕДЕЛЕННЫЙ ОТРЕЗОК ДНК (РНК).
- ГЕН СПЕЦИФИЧЕН, Т.К. НЕСЕТ ИНФОРМАЦИЮ ОБ ОПРЕДЕЛЕННОМ ПРИЗНАКЕ.
- НАСЛЕДСТВЕННАЯ ИНФОРМАЦИЯ, СОДЕРЖАЩАЯСЯ В ГЕНАХ, ЗАПИСАНА В ВИДЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО КОДА.
- ПРИНЦИПЫ РЕАЛИЗАЦИИ ГЕННОЙ ИНФОРМАЦИИ В КЛЕТКАХ ОДИНАКОВЫ (ЭКСПРЕССИОННЫЙ АППАРАТ КЛЕТКИ).
- ГЕН В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ МОЖЕТ ПОДВЕРГАТЬСЯ ИЗМЕНЕНИЯМ (АМПЛИФИЦИРОВАТЬ, МУТИРОВАТЬ, МОЖЕТ ИМЕТЬ МОЗАИЧНОЕ СТРОЕНИЕ, СПОСОБЕН «БЛУЖДАТЬ»).

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ГЕНОВ ПРО- И ЭУКАРИОТ В СРАВНИТЕЛЬНОМ АСПЕКТЕ

№	Показатель	Характеристика	Гены	
			прокариот	эукариот
1	Промотор	Общая	Располагается на 5'-конце гена	
		Специализированная	Имеет два сайта связывания: TATA- и TTGAC-последовательности	Имеет три сайта связывания: TATA-, CCAAT- и GC-последовательности
2	Единица транскрипции	Общая	- точку начала транскрипции обозначают числом +1; - транскрипция осуществляется в направлении 5'→3'; - первичным продуктом является РНК или белок	
		Специализированная	- моно- и полицистронная; - опероны, имеющие только один общий набор регуляторных элементов	- моноцистронная; - мозаичность: присутствие экзонов и интронов
3	Терминатор	Общая	Располагается на 3'-конце гена	
4	Регуляторы частоты инициации	Специализированная	Активная и пассивная форма белков регуляторов	определяют тканеспецифичность; оказывают дистанционное влияние на частоту инициации

ГЕНОМ ЭУКАРИОТ

- для генома эукариот характерно:
- 1. наличие хромосомальной (ядерной) и экстрахромосомальной (цитоплазматической) ДНК.
- 2. геном можно условно разделить на фракции и сегменты.
- 3. **Фракционная характеристика геномной ДНК** выявляется с помощью кинетики реассоциации, которую изображают в виде кривой COT (CO – суммарная концентрация денатурированной ДНК в момент времени t после начала гибридизации). По скорости реассоциации в геноме эукариот различают три фракции ДНК: сателлитную, промежуточную и уникальную.
- 3.1. Сателлитная – быстро ренатурирующая (встречающаяся) фракция ДНК, составляющая в геноме 25% от всей ДНК. Каждый вид имеет характерный набор сателлитов. Для сателлитов свойственно: высококопийность (встречаются в геноме до 500 тыс. и более раз), их длина изменяется за счет вариации числа повторов, распределены вдоль генома повсеместно, имеют менделевский тип наследования, **концентрируются в области центромер и теломер**, не транскрибируются и ничего не кодируют, входят в состав гетерохроматина; реплицируются в S-фазе в числе последних.
- 3.2. Промежуточная – умеренно ренатурирующая ДНК. Фракция составляет в геноме 30% от всей ДНК. Промежуточную ДНК делят на среднекопийные (10^2 - 10^5 копий) и малокопийные (менее 100 копий). В целом данные фракции определяют изменчивость генома и, следовательно, играют большую роль в эволюционном процессе.
- 3.3. Уникальная – медленно ренатурирующая фракция "активных" генов, которая составляет от всей ДНК примерно 45%.

- 4. В ГЕНОМЕ ЭУКАРИОТ РАЗЛИЧАЮТ ОПРЕДЕЛЕННЫЕ КЛАССЫ **СЕГМЕНТОВ**:
- 4.1. **ГЕНЫ** – ЭКСПРЕССИРУЕМЫЕ ЕДИНИЦЫ ГЕНОМА. ПО СИСТЕМЕ ТРАНСКРИПЦИИ У ЭУКАРИОТ РАЗЛИЧАЮТ ТРИ КЛАССА ГЕНОВ:
- ГЕНЫ ПЕРВОГО КЛАССА ТРАНСКРИБИРУЮТСЯ РНК-ПОЛИМЕРАЗОЙ I (ГЕНЫ ТРЕХ РИБОСОМНЫХ РНК – 5,8S-, 18S- И 28S-РНК);
- ГЕНЫ ВТОРОГО КЛАССА – РНК-ПОЛИМЕРАЗОЙ II (ГЕНЫ МРНК И МЯРНК) И
- ГЕНЫ ТРЕТЬЕГО КЛАССА – РНК-ПОЛИМЕРАЗОЙ III (ГЕНЫ НИЗКОМОЛЕКУЛЯРНЫХ РНК, УЧАСТВУЮЩИЕ В СИНТЕЗЕ БЕЛКОВ – ЭТО ТРНК И 5S-РНК; ИХ ВНУТРИКЛЕТОЧНОМ ТРАНСПОРТЕ - 7SL-РНК, МЦРНК; И В ПОСТТРАНСКРИПЦИОННОМ ПРОЦЕССИНГЕ - U6-РНК; ГЕНЫ 7SK-РНК И ALU-РНК, ФУНКЦИИ КОТОРЫХ НЕ РАСКРЫТЫ).
- СРЕДНИЙ РАЗМЕР ГЕНА СОСТАВЛЯЕТ ПРИМЕРНО 50 ТЫСЯЧ НУКЛЕОТИДОВ. САМЫЕ КОРОТКИЕ ГЕНЫ СОДЕРЖАТ ВСЕГО ДВА ДЕСЯТКА НУКЛЕОТИДОВ, НАПРИМЕР, ГЕНЫ ЭНДОРФИНОВ - БЕЛКОВ, ВЫЗЫВАЮЩИХ ОЩУЩЕНИЕ УДОВОЛЬСТВИЯ. ГЕНЫ ИНТЕРФЕРОНОВ - БЕЛКОВ, ЗАЩИЩАЮЩИХ ЧЕЛОВЕКА ОТ ВИРУСНЫХ ИНФЕКЦИЙ, ИМЕЮТ РАЗМЕР ОКОЛО 700 НУКЛЕОТИДОВ. САМЫЙ ДЛИННЫЙ ГЕН, КОДИРУЮЩИЙ ОДИН ИЗ БЕЛКОВ МЫШЦ - МИОДИСТРОФИН, СОДЕРЖИТ 2,5 МИЛЛИОНА НУКЛЕОТИДОВ.
- 4.2. **ПСЕВДОГЕНЫ** – РЕДУМЕНТАРНЫЕ ОСТАТКИ КОГДА-ТО АКТИВНЫХ ГЕНОВ, ОБРАЗОВАВШИЕСЯ В РЕЗУЛЬТАТЕ МНОГОКРАТНЫХ ТАНДЕМНЫХ ПОВТОРОВ. ОНИ НЕ КОДИРУЮТ НИКАКИХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ГЕННЫХ ПРОДУКТОВ, СОДЕРЖАТ ЦЕЛЫЙ РЯД НЕБЛАГОПРИЯТНЫХ МУТАЦИЙ И, КАК ПРАВИЛО, ТЕСНО СЦЕПЛЕНЫ С СООТВЕТСТВУЮЩИМИ ГЕНАМИ И СОДЕРЖАТ ИНТРОНЫ.

- 4.3. **ОСОБЫЕ ТИПЫ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ:**

- - "ГОЛОВА К ХВОСТУ" - ПРЯМЫЕ ПОВТОРЫ, ОРИЕНТИРОВАННЫЕ В МОЛЕКУЛЕ ДНК В ОДИНАКОВОМ НАПРАВЛЕНИИ:

5' – ACGAT – – ACGAT – 3'

3' – TGCTA – – TGCTA – 5'

- - "ГОЛОВА К ГОЛОВЕ" ИЛИ "ХВОСТ К ХВОСТУ" - ОБРАТНЫЕ ПОВТОРЫ, ОРИЕНТИРОВАННЫЕ В ПРОТИВОПОЛОЖНЫХ НАПРАВЛЕНИЯХ:

5' – ACGAT – – TAGCA – 3'

3' – TGCTA – – ACGAT – 5'

- - **ПАЛИНДРОМЫ**, УЧАСТКИ ДНК, ЧИТАЮЩИЕ ОДИНАКОВО В ОБЕИХ ЦЕПЯХ, НО В РАЗНЫХ (5' – 3' И 3' – 5') НАПРАВЛЕНИЯХ:

5' – GAATTC – 3'

3' – CTTAAG – 5'

- 4.4. СЕМЕЙСТВА ДИСПЕРГИРОВАННЫХ ПОВТОРОВ:
- - SINE (*SHORT INTERSPERSED REPEATS*) – КОРОТКИЕ ДИСПЕРГИРОВАННЫЕ ПОВТОРЫ ДЛИНОЙ 100-500 П.Н., ПРЕДСТАВЛЯЮЩИЕ СОБОЙ ПРОЦЕССИРОВАННЫЕ ПСЕВДОГЕНЫ, ПРОИСХОДЯЩИЕ ОТ ГЕНОВ КЛАССА III.
- - LINE (*LONG INTERSPERSED REPEATS*) – ДЛИННЫЕ ПОВТОРЫ РАЗМЕРОМ 6-7КВ, ВСТРЕЧАЮТСЯ В ИНТРОНАХ И САТЕЛЛИТАХ, МОГУТ ОБРАЗОВЫВАТЬ КЛАСТЕРЫ; ПРЕДСТАВЛЯЮТ СОБОЙ МОБИЛЬНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ, КОТОРЫЕ АМПЛИФИЦИРОВАЛИСЬ И ВСТРОИЛИСЬ В НОВЫЕ САЙТЫ ГЕНОМА В РЕЗУЛЬТАТЕ ОБРАТНОЙ ТРАНСКРИПЦИИ СООТВЕТСТВУЮЩИХ РНК. ОНИ ТАК ЖЕ, КАК И SINE-ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ ОКРУЖЕНЫ ПРЯМЫМИ ПОВТОРАМИ И ИМЕЮТ А-БОГАТЫЙ УЧАСТОК. НО В ОТЛИЧИЕ ОТ SINE, LINE НЕ ЯВЛЯЮТСЯ ПСЕВДОГЕНАМИ И ИХ В ГЕНОМЕ ЕДИНИЦЫ.
- LINE И SINE ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ ТРАНСКРИБИРУЕТСЯ РНК-ПОЛИМЕРАЗОЙ II ВМЕСТЕ С ГЕНОМ, В НЕКОДИРУЮЩИЙ УЧАСТОК КОТОРОГО ОНИ ВСТРОЕНЫ, НО КОТОРЫЕ УДАЛЯЮТСЯ ИЗ ГЯРНК ПРИ ИХ СПЛАЙСИНГЕ. НА ИХ ДОЛЮ ПРИХОДИТСЯ НЕ МЕНЕЕ 10% ГЕНОМНОЙ ДНК.
- 4.5. **МОБИЛЬНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ** – СЕГМЕНТЫ ДНК, СПОСОБНЫЕ К ПЕРЕМЕЩЕНИЮ В ГЕНОМЕ И КАК ГЕНЕТИЧЕСКИЕ "НАРУШИТЕЛИ СПОКОЙСТВИЯ" ВЫЗЫВАЮТ РАЗНООБРАЗНЫЕ МУТАЦИИ.

- 5. РАЗМЕР ГАПЛОИДНОГО ГЕНОМА ЭУКАРИОТ НА ПРИМЕРЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СОСТАВЛЯЕТ ДЛЯ МЫШЕЙ 3×10^9 (N=20), КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА – $3,1 \times 10^9$ (N=30) И ЧЕЛОВЕКА – $2,9 \times 10^9$ (N=23; РИС.2.10) Н.П. ТАК, СУММАРНАЯ ДЛИНА ВСЕХ 46 МОЛЕКУЛ ДНК ЧЕЛОВЕКА В ОДНОЙ КЛЕТКЕ РАВНА ПРИБЛИЗИТЕЛЬНО 2М. ОБЩАЯ ДЛИНА ДНК ВО ВСЕХ КЛЕТКАХ ЧЕЛОВЕЧЕСКОГО ТЕЛА (ИХ ПРИМЕРНО 5×10^{13}) СОСТАВЛЯЕТ 10^{11} КМ, ЧТО ПОЧТИ В ТЫСЯЧУ РАЗ БОЛЬШЕ РАССТОЯНИЯ ОТ ЗЕМЛИ ДО СОЛНЦА.
- 6. ЭКСТРАХРОМОСОМА ЭУКАРИОТ ПРЕДСТАВЛЕНА МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ И ХЛОРОПЛАСТНОЙ ДНК. ОБЩИМ ДЛЯ НИХ ЯВЛЯЕТСЯ ТО, ЧТО ОНИ:
- НАСЛЕДУЮТСЯ ПО МАТЕРИНСКОЙ ЛИНИИ (А НЕ ПО ЗАКОНАМ Г.МЕНДЕЛЯ);
- ИМЕЮТ ИНТРОНЫ, КОТОРЫЕ МОГУТ СОДЕРЖАТЬ ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СЕГМЕНТЫ;
- ГЕНЕТИЧЕСКИ РЕАЛИЗУЮТСЯ БЛАГОДАря УСИЛИЯМ ЯДЕРНОГО И ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОГО ДНК;
- ПРЕДСТАВЛЕНЫ ЗАМКНУТОЙ КОЛЬЦЕВОЙ ДУПЛЕКСНОЙ ДНК РАЗМЕРОМ ДЛЯ МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК ОТ 20 (У ЖИВОТНЫХ) – 80 (У ДРОЖЖЕЙ) – ДО НЕСКОЛЬКИХ ТЫСЯЧ КВ У РАСТЕНИЙ, ДЛЯ ХЛОРОПЛАСТНОЙ ДНК – 120-180 КВ.

ТАКИМ ОБРАЗОМ, НАЛИЧИЕ ИЗБЫТОЧНОГО ДНК ДЛЯ ГЕНОМА ЭУКАРИОТ ОБЪЯСНЯЕТСЯ СЛЕДУЮЩИМИ ОСОБЕННОСТЯМИ:

- 1) ПРИСУТСТВИЕМ ИНТРОНОВ, ПРОТЯЖЕННЫХ УЧАСТКОВ ДНК МЕЖДУ ГЕНАМИ (МЕЖГЕННЫЕ СПЕЙСЕРЫ), МНОЖЕСТВОМ ПОВТОРЯЮЩИХСЯ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ ДНК С НЕИЗВЕСТНЫМИ ФУНКЦИЯМИ (НА ИХ ДОЛЮ ПРИХОДИТСЯ ОБЫЧНО 10-50% ГЕНОМА);
- 2) ВЫСОКОКОПИЙНОСТЬЮ ОТДЕЛЬНЫХ ГЕНОВ (НАПРИМЕР, ГЕНЫ РРНК) ЗА СЧЕТ ИХ АМЛИФИКАЦИИ ИЛИ ДУПЛИКАЦИИ;
- 3) КОПИЙНОСТЬЮ НЕФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ПСЕВДОГЕНОВ.

МОЛЕКУЛЯРНАЯ СТРУКТУРА И СВОЙСТВА ГЕНОМА ДЛЯ РАЗЛИЧНЫХ УРОВНЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИЗНИ В СРАВНИТЕЛЬНОМ АСПЕКТЕ

Показатель	Геном вируса	Геном прокариот	Геном эукариот
Геном представлен	ДНК-хромосомы, РНК-хромосомы (одно- или двуцепочечная; кольцевая или линейная)	ДНК-хромосомы цитоплазмы (занимает примерно 30% объема цитоплазмы; кольцевая, линейная) и ДНК- экстрахромосомы (плазмиды: кольцевая, линейная)	Линейная ДНК- хромосомы ядра, Кольцевая ДНК- экстрахромосомы цитоплазмы: ДНК митохондрий и пластид (хлоропластов) организованы как геномы прокариот

МОЛЕКУЛЯРНАЯ СТРУКТУРА И СВОЙСТВА ГЕНОМА ДЛЯ РАЗЛИЧНЫХ УРОВНЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИЗНИ В СРАВНИТЕЛЬНОМ АСПЕКТЕ

Показатель	Геном вируса	Геном прокариот	Геном эукариот
Особенность генома	<p>Локализован внутри капсида, сегментирован (особенно у РНК-вирусов)</p>  <p>https://cknow.ru/uploads/posts/2018-02/1519400429_snimok.jpg</p>	<p>Функционирование энергетически лимитировано, поэтому гены в большинстве случаев организованы в полицистроны</p>	<p>ДНК хромосом свертывается вокруг положительно заряженных гистонов, которые нейтрализуют отрицательный заряд самой ДНК</p>

МОЛЕКУЛЯРНАЯ СТРУКТУРА И СВОЙСТВА ГЕНОМА ДЛЯ РАЗЛИЧНЫХ УРОВНЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИЗНИ В СРАВНИТЕЛЬНОМ АСПЕКТЕ

Показатель	Геном вируса	Геном прокариот	Геном эукариот
Размер генома	От 2 kb до 1,2 Mb	<p>Хромосома: От 600 kb до 10 Mb (от 10^6 до 10^7 пар нуклеотидов и кодируют 1000-4000 генов);</p> <p>Плазмида: от менее 1 до более 500 kb.</p>	<p>Хромосомы: - 10^9 - 10^{10} н.п. (длина 1,5 – 2 м); - общая длина ДНК (на примере человека) во всех клетках (5×10^{13}) составляет 10^{11} км.</p> <p>Экстрахромосомы: - митохондриальная от 20 (у животных) – 80 (у дрожжей) – до нескольких тысяч kb у растений; - хлоропластная – 120-180 kb</p>

HTTPS://WWW.NCBI.NLM.NIH.GOV/GENOME/BROWSE/#!/OVERVIEW/

Genome > **Genome Information by Organism**

Organism name (common or scientific) or Accession (Assembly, BioProject or replicon) ...

Search

Download Reports from FTP site

Overview (59871): [Eukaryotes \(15913\)](#); [Prokaryotes \(314195\)](#); [Viruses \(42364\)](#); [Plasmids \(28289\)](#); [Organelles \(18333\)](#)

Filters

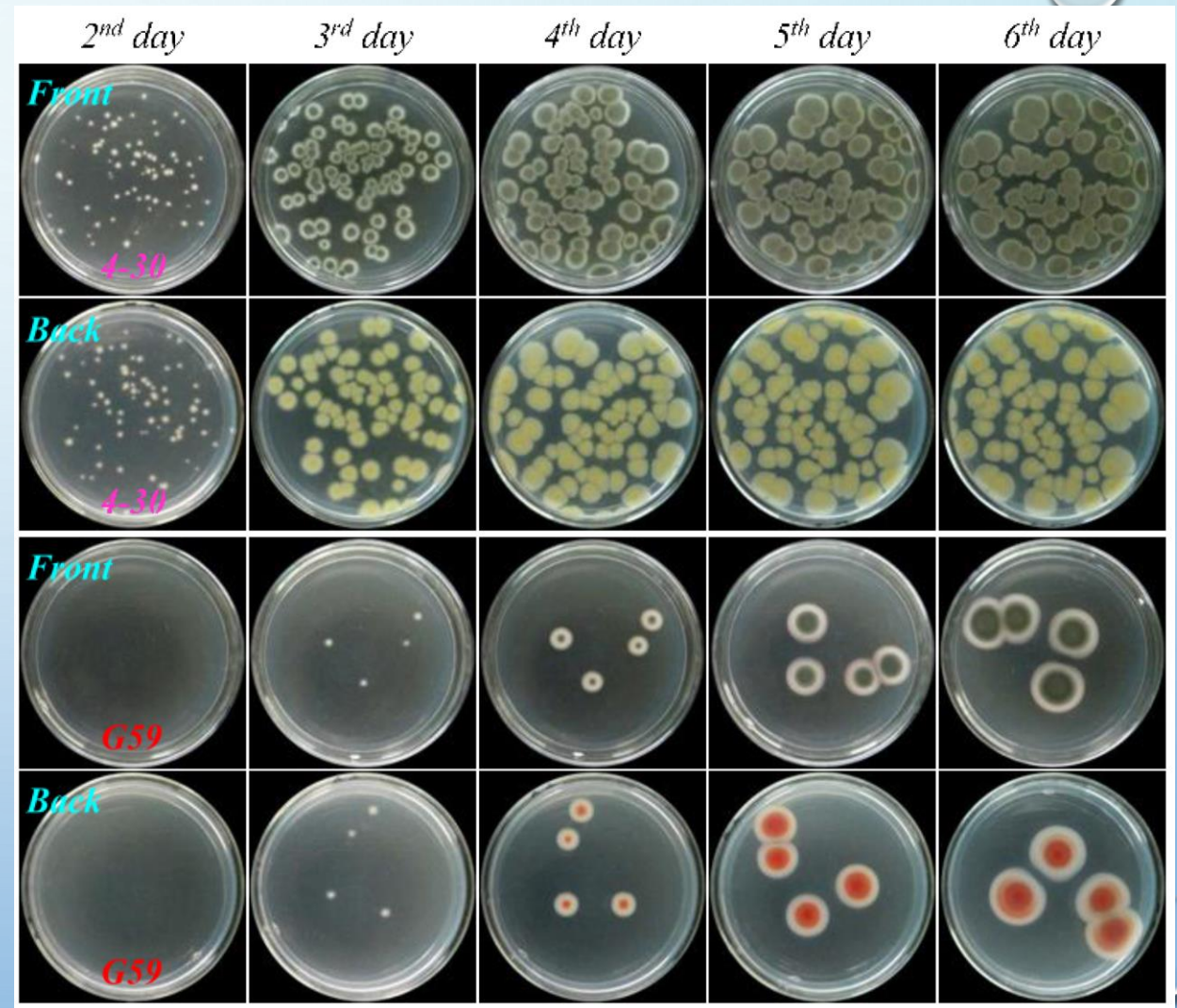
Download

Choose Columns		Page 1 of 1,198		50		View 1 - 50 of 59,871			
#	Organism Name	Organism Groups	Size(Mb)	Chromosomes	Organelles	Plasmids	Assemblies		
1	'Brassica napus' phytoplasma	Bacteria;Terrabacteria group;Tenericutes	0.743598	-	-	-	1		
2	'Candidatus Kapabacteria' thiocyanatum	Bacteria;FCB group;Bacteroidetes/Chlorobi group	3.27299	-	-	-	1		
3	'Catharanthus roseus' aster yellows phytoplasma	Bacteria;Terrabacteria group;Tenericutes	0.603949	1	-	1	1		
4	'Chrysanthemum coronarium' phytoplasma	Bacteria;Terrabacteria group;Tenericutes	0.739592	-	-	-	1		
5	'Cynodon dactylon' phytoplasma	Bacteria;Terrabacteria group;Tenericutes	0.483935	-	-	-	1		
6	'Echinacea purpurea' witches'-broom phytoplasma	Bacteria;Terrabacteria group;Tenericutes	0.545427	-	-	-	1		
7	'Massilia aquatica' Holochova et al. 2020	Bacteria;Proteobacteria;Betaproteobacteria	7.46516	-	-	-	1		
8	'Massilia aquatica' Lu et al. 2020	Bacteria;Proteobacteria;Betaproteobacteria	6.65133	-	-	-	1		
9	'Megasphaera vaginalis' Bordigoni et al. 2020	Bacteria;Terrabacteria group;Firmicutes	2.20637	-	-	-	1		
10	'Osedax' symbiont bacterium Rs2_46_30_T18	Bacteria;unclassified Bacteria;Osedax symbiont bacterium Rs2_46_30_T18	4.02183	-	-	-	1		
11	'Parthenium hysterophorus' phyllody phytoplasma	Bacteria;Terrabacteria group;Tenericutes	0.74017	1	-	-	2		
12	'Sphingomonas ginsengisoli' Hoang et al. 2012	Bacteria;Proteobacteria;Alphaproteobacteria	3.03639	-	-	-	1		
13	ANME-1 cluster archaeon AG-394-G06	Archaea;Euryarchaeota;Stenosarchaea group	1.5313	-	-	-	1		
14	ANME-1 cluster archaeon AG-394-G21	Archaea;Euryarchaeota;Stenosarchaea group	1.86817	-	-	-	1		
15	ANME-1 cluster archaeon GoMg1	Archaea;Euryarchaeota;Stenosarchaea group	2.34429	-	-	-	1		
16	ANME-1 cluster archaeon GoMg2	Archaea;Euryarchaeota;Stenosarchaea group	2.19292	-	-	-	1		
17	ANME-1 cluster archaeon GoMg3.2	Archaea;Euryarchaeota;Stenosarchaea group	2.72725	-	-	-	1		
18	ANME-1 cluster archaeon GoMg4	Archaea;Euryarchaeota;Stenosarchaea group	1.3415	-	-	-	1		
19	ANME-1 cluster archaeon ex4572_4	Archaea;Euryarchaeota;Stenosarchaea group	1.01808	-	-	-	1		
20	ANME-2 cluster archaeon	Archaea;Euryarchaeota;Stenosarchaea group	3.60934	-	-	-	21		
21	ANME-2 cluster archaeon HR1	Archaea;Euryarchaeota;Stenosarchaea group	2.19546	-	-	-	1		
22	ANMV-1 virus	Viruses;unclassified archaeal viruses;unclassified	0.038465	1	-	-	1		
23	Aaosphaeria arxii	Eukaryota;Fungi;Ascomycetes	38.901	-	-	-	1		
24	Abaca bunchy top virus	Viruses;Other;Nanoviridae	0.006422	6	-	-	2		
25	Abalone herpesvirus Victoria/AUS/2009	Viruses;Other;Malacoherpesviridae	0.211518	1	-	-	1		
26	Abalone shriveling syndrome-associated virus	Viruses;Other;Siphoviridae	0.034952	1	-	-	1		
27	Abditibacterium utsteinense	Bacteria;Terrabacteria group;Adbitibacteriota	3.60633	-	-	-	1		
28	Abelson murine leukemia virus	Viruses;Other;Retroviridae	0.005894	1	-	-	1		
29	Abeoforma whisleri	Eukaryota;Protists;Other Protists	101.554	-	-	-	1		
30	Abiotrophia	Bacteria;Terrabacteria group;Firmicutes	2.02078	-	-	-	3		
31	Abiotrophia defectiva	Bacteria;Terrabacteria group;Firmicutes	2.04683	1	-	-	3		

ЧИСЛО ПРОЧТЕННЫХ ГЕНОМОВ ПРОКАРИОТ (БАКТЕРИЙ И АРХЕЙ) ПРИБЛИЖАЕТСЯ К ЧЕТЫРЕМСТАМ, У ЭУКАРИОТ – ПРОЧТЕНО ОКОЛО 40 ГЕНОМОВ.

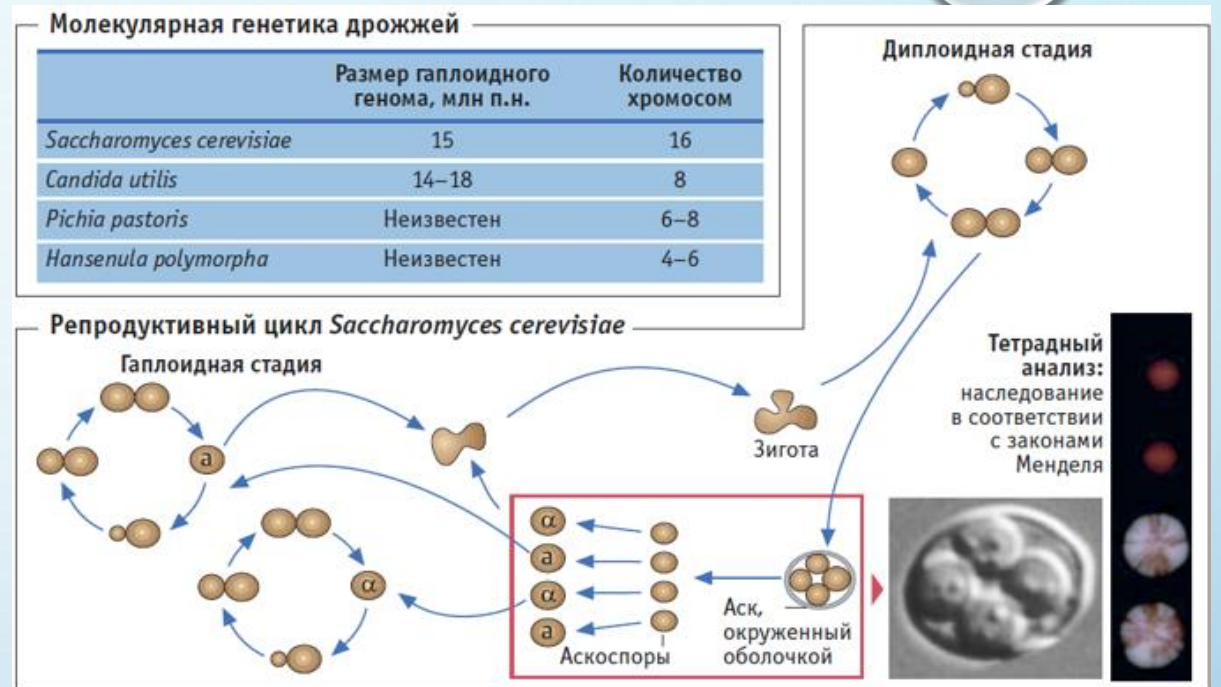
ГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ГРИБОВ

- ГЕНЕТИЧЕСКИЙ МАТЕРИАЛ ГРИБОВ СОСРЕДОТОЧЕН В ЯДЕРНОЙ, МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК И ПЛАЗМИДАХ.
- РАЗМЕР ГЕНОМА ГРИБОВ В 200 РАЗ МЕНЬШЕ, ЧЕМ У ДРУГИХ ЭУКАРИОТ.
- КОЛИЧЕСТВО ХРОМОСОМ ВАРЬИРУЕТ ОТ 2 ДО 28, А В СРЕДНЕМ — ОТ 10 ДО 12.
- СТРУКТУРА ГЕНОВ У ГРИБОВ АНАЛОГИЧНА ГЕНАМ ДРУГИХ ЭУКАРИОТ.
- МИТОХОНДРИАЛЬНЫЙ ГЕНОМ ГРИБОВ — КОЛЬЦЕВЫЕ МОЛЕКУЛЫ МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК РАЗМЕРОМ 20-100 ТЫС. ПАР НУКЛЕОТИДОВ.
- ПЛАЗМИДЫ ГРИБОВ СВЯЗАНЫ С ОСОБЕННОСТЯМИ ОБИТАНИЯ ГРИБОВ. ЭТО КОЛЬЦЕВЫЕ ИЛИ ЛИНЕЙНЫЕ МОЛЕКУЛЫ ДНК.



ГЕНОМ SACCHAROMYCES CEREVISIAE

- ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИНФОРМАЦИЯ, СОДЕРЖАЩАЯСЯ В ЯДРЕ, РАСПРЕДЕЛЕНА МЕЖДУ ХРОМОСОМАМИ – НИТЕВИДНЫМИ СТРУКТУРАМИ, СОСТОЯЩИМИ ИЗ ДНК, ОСНОВНЫМИ БЕЛКАМИ – ГИСТОНАМИ И НЕКОТОРЫМ КОЛИЧЕСТВОМ НЕГИСТОНОВЫХ БЕЛКОВ.
- У S.CEREVISIAE 17 ХРОМОСОМ.
- ДНК ДРОЖЖЕВЫХ МИТОХОНДРИЙ, КОТОРАЯ СОСТАВЛЯЮТ 15–23 % ВСЕЙ ДНК КЛЕТКИ, ПРЕДСТАВЛЯЕТ СОБОЙ КОЛЬЦЕВУЮ МОЛЕКУЛУ С МОЛЕКУЛЯРНОЙ МАССОЙ (ММ), В 5 РАЗ БОЛЬШЕЙ, ЧЕМ ММ ДНК В МИТОХОНДРИЯХ ВЫСШИХ ЖИВОТНЫХ.



https://animal.jofo.me/data/userfiles/5052/images/1763858-molekulyarnaya_genetika_drozhzhej.png



https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/8/80/Laboratoorne_pagaripärm_%28Saccharomyces_cerevisiae%29_agariplaadil..JPG

ГЕНОМ НАЕМАТОСОЦКУС ПЛУВИАЛИС (ХЕМАТОКОКУС)

- ХЕМАТОКОКУС (НАЕМАТОСОЦКУС)—
ОДНОКЛЕТОЧНАЯ ПРЕСНОВОДНАЯ ВОДОРОСЛЬ
ИЗ ОТДЕЛА ЗЕЛЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ
(CHLOROPHYCEAE). ПРИ СИЛЬНОМ СОЛНЕЧНОМ
ИЗЛУЧЕНИИ ИЛИ ПРИ ДЕФИЦИТЕ ПИТАТЕЛЬНЫХ
ВЕЩЕСТВ, ВПАДАЮТ В ДЛИТЕЛЬНУЮ СТАДИЮ
ПОКОЯ, И ПРИ ЭТОМ ПОЛУЧАЮТ КРОВАВО-
КРАСНЫЙ ПИГМЕНТ, ЗА КОТОРЫЙ ОТВЕЧАЕТ
КАРОТИНОИД АСТАКСАНТИН.
- ГАПЛОИДНЫЙ ГЕНОМ МИКРОВОДОРОСЛИ
НАЕМАТОСОЦКУС ПЛУВИАЛИС ВКЛЮЧАЕТ 32
ХРОМОСОМЫ.



ГЕНОМ TETRAHYMENA THERMOPHILA (ТЕТРАХИМЕНА)

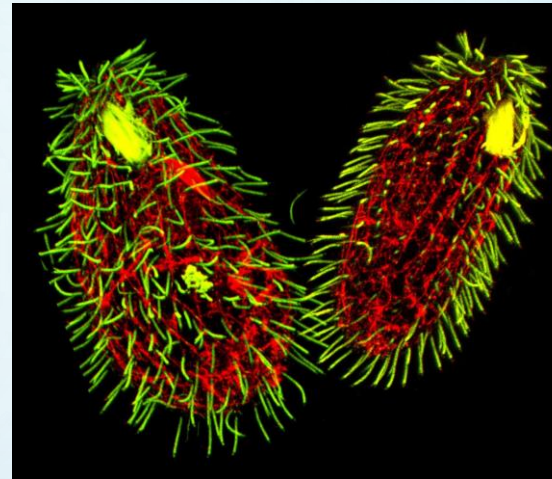


<https://www.plingfactory.de/Science/Atlas/KennkartenProtista/Ciliata/Hymenostomata/img/Tetrahymena-pyriformis200-8.jpg>

- ОДНОКЛЕТОЧНЫЙ ЭУКАРИОТИЧЕСКИЙ ОРГАНИЗМ, ОЧЕНЬ БЫСТРО РАЗМНОЖАЮЩИЙСЯ НА РАЗЛИЧНЫХ ИСКУССТВЕННЫХ СРЕДАХ.
- КЛАССИЧЕСКИЙ МОДЕЛЬНЫЙ ОБЪЕКТ В БИОЛОГИИ.

У ТЕТРАХИМЕНЫ, КАК У ВСЕХ ИНFUЗИРИЙ, ЕСТЬ ДВА КЛЕТОЧНЫХ ЯДРА – МАЛЕНЬКИЙ МИКРОНУКЛЕУС, СОДЕРЖАЩИЙ ДВЕ КОПИИ ГЕНОМА (ПЯТЬ ПАР ХРОМОСОМ), И БОЛЬШОЙ МАКРОНУКЛЕУС С МНОГОКРАТНО ДУПЛИЦИРОВАННЫМ ГЕНОМОМ (НЕСКОЛЬКО СОТЕН ХРОМОСОМ):

- МИКРОНУКЛЕУС БЕРЕЖНО ХРАНИТ НАСЛЕДСТВЕННЫЙ МАТЕРИАЛ ДЛЯ ПЕРЕДАЧИ СЛЕДУЮЩИМ ПОКОЛЕНИЯМ, НО ЕГО ГЕНЫ ПРАКТИЧЕСКИ НЕ РАБОТАЮТ.
- ГЕНЫ МАКРОНУКЛЕУСА, НАПРОТИВ, АКТИВНО ЭКСПРЕССИРУЮТСЯ, НО ОНИ ОБРЕЧЕНЫ НА УНИЧТОЖЕНИЕ И НЕ МОГУТ БЫТЬ ПЕРЕДАНЫ ДАЛЕКИМ ПОТОМКАМ.



https://www.nikonsmallworld.com/images/photos/2005/_photo1600/Entry_5000_ImageFile1MH_Bre-entry-1.jpg

ГЕНОМ ИНFUЗИРИИ:

- БОЛЬШОЙ (НЕ ПО СВОЕЙ ДЛИНЕ (105 МИЛЛИОНОВ ПАР ОСНОВАНИЙ – ЭТО В 30 РАЗ МЕНЬШЕ, ЧЕМ У ЧЕЛОВЕКА, И ПРИМЕРНО ВО СТОЛЬКО ЖЕ РАЗ БОЛЬШЕ, ЧЕМ У СРЕДНЕСТАТИСТИЧЕСКОЙ БАКТЕРИИ), А ПО ЧИСЛУ ГЕНОВ), Т.К. СОДЕРЖИТ СВЫШЕ 27 ТЫСЯЧ ГЕНОВ, КОДИРУЮЩИХ БЕЛКИ (ПРИМЕРНО СТОЛЬКО ЖЕ, СКОЛЬКО ГЕНОМ ЧЕЛОВЕКА, НО ЗНАЧИТЕЛЬНО БОЛЬШЕ, ЧЕМ ДРУГИЕ ПРОЧТЕННЫЕ ГЕНОМЫ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ).
- ИМЕЕТ НИЗКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ПОВТОРЯЮЩИХСЯ НУКЛЕОТИДНЫХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ И МОБИЛЬНЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ (ТРАНСПОЗОНОВ): ОНИ ЗАНИМАЮТ ВСЕГО 2% ГЕНОМА, ДЛЯ ПРИМЕРА, У ЧЕЛОВЕКА – ОКОЛО 50%.
- ИСПОЛЬЗУЕТ ТОЛЬКО ОДИН СТОП-КОДОН (UGA; СЕЛЕНОЦИСТЕИН), А НЕ ТРИ (UAA И UAG - ГЛУТАМИН), КАК У БОЛЬШИНСТВА ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ. СТОП-КОДОН – ЭТО ТРИ НУКЛЕОТИДА, СТОЯЩИЕ В КОНЦЕ ЛЮБОГО ГЕНА И ДАЮТ СИГНАЛ РИБОСОМЕ, ЧТО НА ЭТОМ МЕСТЕ СИНТЕЗ БЕЛКА НУЖНО ПРЕКРАТИТЬ. ТАКИМ ОБРАЗОМ, ТЕТРАХИМЕНА ОКАЗАЛАСЬ ЕДИНСТВЕННЫМ ИЗ ИЗУЧЕННЫХ НА СЕГОДНЯШНИЙ ДЕНЬ ОРГАНИЗМОВ, У КОТОРОГО МОГУТ ТРАНСЛИРОВАТЬСЯ (ТО ЕСТЬ «ПЕРЕВОДИТЬСЯ» В ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ АМИНОКИСЛОТ БЕЛКОВОЙ МОЛЕКУЛЫ) ВСЕ 64 ТРИПЛЕТА.

Источник: J. A. Eisen et al. Macronuclear Genome Sequence of the Ciliate *Tetrahymena thermophila*, a Model Eukaryote // PLoS Biology. Volume 4. Issue 9 (сентябрь 2006).

ЛИТЕРАТУРА

- БОТАНИКА. КУРС АЛЬГОЛОГИИ И МИКОЛОГИИ. - М.: МГУ, 2007. - 560 С.
- ДУДКА, И. А. ГРИБЫ. СПРАВОЧНИК МИКОЛОГА И ГРИБНИКА / И.А. ДУДКА, С.П. ВАССЕР. - М.: НАУКОВА ДУМКА, 1987. - 534 С.
- ДЪЯКОВ, Ю.Т. ЗАНИМАТЕЛЬНАЯ МИКОЛОГИЯ / Ю.Т. ДЪЯКОВ. - МОСКВА: НАУКА, 2015. - 177 С.
- КОЛЫЧЕВ, Н. М. ВЕТЕРИНАРНАЯ МИКРОБИОЛОГИЯ И МИКОЛОГИЯ. УЧЕБНИК / Н.М. КОЛЫЧЕВ, Р.Г. ГОСМАНОВ. - М.: ЛАНЬ, 2014. - 632 С.
- ЛЕМЕЗА, Н. А. АЛЬГОЛОГИЯ И МИКОЛОГИЯ. ПРАКТИКУМ / Н.А. ЛЕМЕЗА. - М.: ВЫШЭЙШАЯ ШКОЛА, 2008. - 402 С.
- ГУСЕВ М. В. МИКРОБИОЛОГИЯ: УЧЕБНИК ДЛЯ СТУД. БИОЛ. СПЕЦИАЛЬНОСТЕЙ ВУЗОВ / М. В. ГУСЕВ, Л. А. МИНЕЕВА. — 4-Е ИЗД., СТЕР. — М.: ИЗДАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР «АКАДЕМИЯ», 2003. — 464 С.
- МИКРОБИОЛОГИЯ: УЧЕБНИК / ПОД РЕД. ЗВЕРЕВА В.В.. - М.: ГЭОТАР-МЕДИА, 2015. - 384 С.
- БЕЛЯЕВ, С.А. МИКРОБИОЛОГИЯ: УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ / С.А. БЕЛЯЕВ. - СПБ.: ЛАНЬ П, 2016. - 496 С.