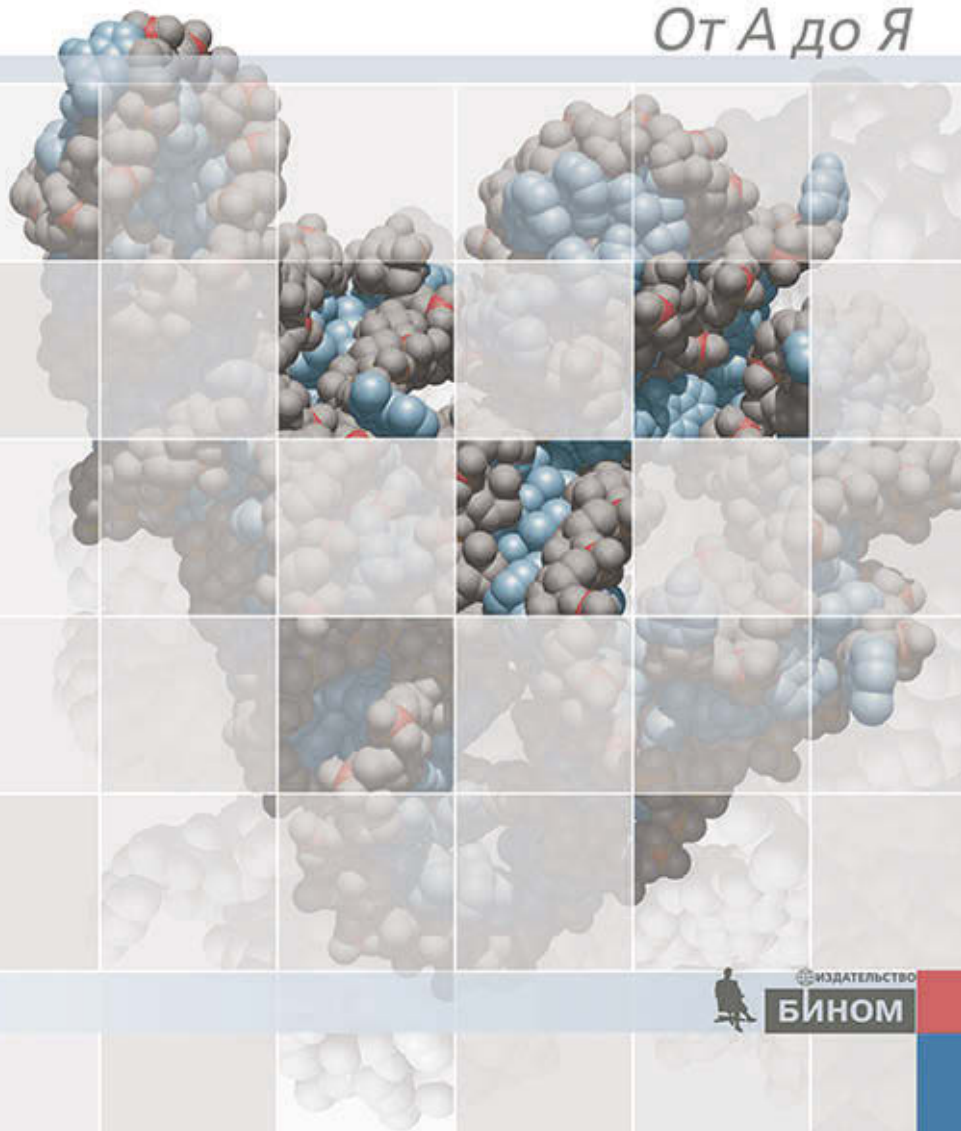


НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ

От А до Я



ИЗДАТЕЛЬСТВО
БИНОМ

НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ

Nucleic acids

from A to Z

A Concise Encyclopedia

Edited by
Sabine Müller



**WILEY-
VCH**

WILEY-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA

НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ

От А до Я

Редактор **С. Мюллер**

Пер. с английского канд. биол. наук. А. А. Синюшина
и Ю. В. Киселевой

под редакцией канд. биол. наук. А. А. Быстрицкого
и канд. хим. наук. Е. Г. Григорьевой



Москва
БИНOM. Лаборатория знаний

УДК 577.113
ББК 28.072я2
Н88

А в т о р ы:

Б. Аппель, Б.-И. Бенекке, Я. Бененсон и др.

Н88 **Нуклеиновые кислоты : От А до Я / Б. Аппель [и др.] ;**
под ред. С. Мюллер ; пер с англ. — М. : БИНОМ. Лаборатория
знаний, 2013. — 413 с. : ил., [8] с. цв. вкл.

ISBN 978-5-9963-0376-2

В научном издании, написанном коллективом авторов из Германии и других европейских стран, а также из России, США и Израиля, на современном уровне рассмотрены практически все аспекты, связанные со строением, синтезом, модификацией, функционированием ДНК и РНК. Даны определения ключевых биохимических терминов и понятий, а также некоторые механизмы в сопровождении наглядных рисунков и схем. Книгу можно использовать как настольное справочное издание в научной лаборатории и учебном процессе.

Для научных сотрудников (в том числе в смежных областях), преподавателей, студентов.

УДК 577.113
ББК 28.072я2

Первый тираж осуществлен при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований по проекту № 11-03-07012

Научное издание

НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ

От А до Я

под ред. С. Мюллер

Ведущий редактор канд. хим. наук *Т. И. Почкаева*

Редактор канд. биол. наук *Т. Е. Толстихина*

Художник *Н. А. Новак*

Технический редактор *Е. В. Денюкова*. Корректор *Н. Н. Устякова*

Компьютерная верстка: *В. А. Носенко*

Подписано в печать 15.11.12. Формат 70×100/16.

Усл. печ. л. 33,80. Тираж 700 экз. Заказ

Издательство «БИНОМ. Лаборатория знаний»

125167, Москва, проезд Аэропорта, д. 3

Телефон: (499) 157-5272, e-mail: binom@Lbz.ru, http://www.Lbz.ru

- © Originally published in the English language by WILEY-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Boschstraße 12, D-69469 Weinheim, Federal Republic of Germany, under the title “Nucleic Acids from A to Z. A Concise Encyclopedia”. Copyright 2008 by WILEY-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA.

- © Перевод на русский язык, оформление, БИНОМ. Лаборатория знаний, 2013

ISBN 978-5-9963-0376-2

Содержание

Предисловие	5
Авторы	7
A–Z	11
A–Я	47
Литература	409
Дополнительная литература на русском языке	411

Предисловие

С момента открытия двойной спирали ДНК в 1953 г. строение и функции нуклеиновых кислот стали одной из главных тем исследований в молекулярной биологии. Благодаря этому на сегодняшний день мы располагаем подтвержденными данными о связи структуры и функций нуклеиновых кислот, а также о многих важных параметрах их регуляции. Именно поэтому данная область стала бурно развиваться, особенно в последние два десятилетия. Основные открытия касаются рибозимов, явления РНК-интерференции и множества других функций малых некодирующих РНК в клетке. Олигонуклеотиды уже применяются как лекарственные средства, а конъюгаты олигонуклеотидов играют важную роль в медицинской диагностике в качестве нерадиоактивных меток. В это же время значительных успехов достигла химия нуклеиновых кислот — появилась возможность синтезировать длинные олигонуклеотиды ДНК и РНК любой последовательности в количестве от микрограммов до нескольких граммов. Это дает ученым важные инструменты для исследований в молекулярной биологии, биохимии и медицине. Синтез олигонуклеотидов используется в различных научных исследованиях, например для связывания и правильного расположения функциональных групп в молекулярных ансамблях, при создании новых материалов из агрегатов наночастиц с олигонуклеотидами. В настоящее время можно заметить, что нуклеиновым кислотам уделяется особое внимание в самых разных областях науки.

В этой книге предпринята попытка собрать воедино накопленные знания, дать определения и объяснить понятия, связанные с нуклеиновыми кислотами. Издание «Нуклеиновые кислоты» было задумано как краткая энциклопедия, охватывающая все аспекты исследований нуклеиновых кислот в различных научных областях.

Когда Frank Weinreich из Wiley-VCH предложил мне возглавить этот проект, я обрадовалась и решила, что идея обобщить в одной книге всю информацию о нуклеиновых кислотах очень привлекательна. Позже, разрабатывая концепцию издания и собирая ключевые слова, я осознала, насколько грандиозна задача, стоящая передо мной. Ведь только терминов, связанных с РНК, хватит на целую книгу. И то же самое касается ДНК — как генетического материала, как лекарственных средств, как строительных блоков для молекулярных устройств, наноструктур или функциональных единиц. А ведь есть еще синтез нуклеиновых кислот, ферменты, катализирующие реакции нуклеиновых кислот, и молекулы, взаимодействующие с нуклеиновыми кислотами, применение нуклеиновых кислот и методы анализа их структуры и функций — и все это следовало включить в энциклопедию. И при этом надо не забыть про производные нуклеиновых кислот и структуры, связанные ними.

Я далека от мысли, что энциклопедия получилась исчерпывающей. И все же я надеюсь, что в книге уделено достойное внимание большинству терминов, связанных с нуклеиновыми кислотами из различных областей ис-

исследований. Моей целью было собрать в одной книге знания о нуклеиновых кислотах из аналитической химии, биохимии, генетики, молекулярной медицины, нанотехнологии, супрамолекулярной химии, химического синтеза, теоретической и структурной биологии. Я могла проглядеть важный термин, вполне возможно, что то или иное понятие в книге отсутствует. Пожалуйста, если заметите, сообщите мне об этом.

Конечно же, такую книгу не мог написать один автор. И я хочу выразить признательность всем принявшим участие в проекте авторам, благодаря стараниям и высокому профессионализму которых стало возможным издание этой книги. Я особенно признательна Mauro Santos, Milan Stojanovic и Stefan Vörtler, они вместе сделали гораздо больше, чем я смела надеяться. Большое спасибо моим коллегам Bettina Appel, Valeska Dombos, Irene Drude, Slawomir Gwiazda, Matthäus Janczyk, Denise Strohbach, Jörn Wolf и Stéphanie Vauléon, они поддерживали меня во время осуществления проекта и очень помогли довести рукопись до окончательного варианта. Я благодарю Fritz Eckstein за полезные советы в начале работы. И наконец, но не в последнюю очередь, я хочу выразить признательность редакционному коллективу из Wiley-VCH — Frank Weinreich, который вдохновил меня на редактирование этой книги, Bettina Bems, Tim Kersebohm и Stefanie Volk за помощь в подготовке рукописи, Ray Loughlin за редактирование текста, Claudia Grössl за плодотворное сотрудничество при оформлении книги и их всех вместе за бесконечное терпение и поддержку.

Я надеюсь, что многим ученым, преподавателям и студентам университетов и всем интересующимся этой тематикой данная книга послужит ценным источником информации по нуклеиновым кислотам с позиций разных областей науки.

Грайфсвальд, январь 2008 г.

Сабина Мюллер

Авторы

Dr. Bettina Appel

Ernst-Moritz-Arndt-Universität, Greifswald, 17487 Greifswald, Germany

Prof. Dr. Bernd-Joachim Benecke

Ruhr-Universität Bochum, 44780 Bochum, Germany

Dr. Yaakov Benenson

Harvard University, Cambridge, MA 02138, USA

Dipl.-Chem. Lucas Bethge

Humboldt-Universität zu Berlin, 12489 Berlin, Germany

Dr. Susanne Brakmann

Universität Dortmund, 44227 Dortmund, Germany

Д-р хим. наук Н. Г. Долинная

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Химический факультет, 119991 Москва, Россия

Dipl.-Chem. Valeska Dombos

Ernst-Moritz-Arndt-Universität, Greifswald, 17487 Greifswald, Germany

Dipl.-Biochem. Irene Drude

Max-Planck-Institut für Molekulare Physiologie, 44227 Dortmund, Germany

Dr. Pierre Fechter

UPR 9002-ARN, ULP, CNRS

Institute de Biologie Moléculaire et Cellulaire du CNRS, 67084 Strasbourg, France

Prof. Dr. Hans-Joachim Fritz

Georg-August-Universität, Göttingen, 37077 Göttingen, Germany

Dr. Boris Fürtig

Johann-Wolfgang-Goethe-Universität, Frankfurt, 60438 Frankfurt, Germany

Prof. Dr. Roser González-Duarte

Universitat de Barcelona, 08028 Barcelona, Spain

Dipl.-Chem. Tom Grossmann

Humboldt-Universität zu Berlin, 12489 Berlin, Germany

Dipl.-Biochem. Slawomir Gwiazda

Ernst-Moritz-Arndt-Universität, Greifswald, 17487 Greifswald, Germany

Prof. Dr. Uli Hahn

Universität Hamburg, 20146 Hamburg, Germany

Prof. Dr. Roland Hartmann

Philipps-Universität Marburg, 35032 Marburg, Germany

Prof. Dr. Christian Herrmann

Ruhr-Universität Bochum, 44780 Bochum, Germany

Dr. Ivo Hofacker

Universität Wien, 1090 Wien, Austria

Dipl.-Biochem. Matthäus Janczyk

Ernst-Moritz-Arndt-Universität, Greifswald, 17487 Greifswald, Germany

Prof. Dr. Andres Jäschke

Universität Heidelberg, 69120 Heidelberg, Germany

Dr. Hans-Werner Junghans

Universität Konstanz, 78457 Konstanz, Germany

Prof. Dr. Evgeny Katz

Clarkson University, Potsdam, NY 13699-5810, USA

Dr. Sven Klussmann

NOXXON Pharma AG, 10589 Berlin, Germany

Prof. Dr. Eric T. Kool

Stanford University, Stanford, CA 94305, USA

Dr. Andrew T. Krueger

Stanford University, Stanford, CA 94305, USA

Д-р хим. наук Е. А. Кубарева

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Институт физико-химической биологии им. А.Н.Белозерского, 119991 Москва, Россия

Dr. Jens Kurreck

Universität Stuttgart, 70569 Stuttgart, Germany

Dr. David Loakes

MRC Laboratory of Molecular Biology, Cambridge, CB2 2QH, United Kingdom

Dr. Gemma Marfany

Universitat de Barcelona, 08028 Barcelona, Spain

Prof. Dr. Andreas Marx

Universität Konstanz, 78457 Konstanz, Germany

Д-р хим. наук В. Г. Метелев

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Химический факультет, 119991 Москва, Россия

Prof. Dr. Ronald Micura

Leopold-Franzens-Universität, 6020 Innsbruck, Austria

Prof. Dr. Mario Mörl

Universität Leipzig, 04103 Leipzig, Germany

Prof. Dr. Sabine Müller

Ernst-Moritz-Arndt-Universität, Greifswald, 17487 Greifswald, Germany

Prof. Dr. Franz Narberhaus

Ruhr-Universität Bochum, 44780 Bochum, Germany

Prof. Dr. Wolfgang Nellen

Universität Kassel, 34109 Kassel, Germany

Mark Olah

University of New Mexico, Albuquerque, NM 87131, USA

Проф., д-р Т. С. Орецкая

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Химический факультет, 119991 Москва, Россия

Dr. Tina Persson

Lund University, 22100 Lund, Sweden

Dr. Nicolas Piganeau

Universität Hamburg, 20146 Hamburg, Germany

Prof. Dr. Tobias Restle

Universität zu Lübeck, 23538 Lübeck, Germany

Dipl.-Chem. Lars Röglin

Humboldt-Universität zu Berlin, 12489 Berlin, Germany

Dr. Pascale Romby

UPR 9002-ARN, ULP, CNRS

Institute de Biologie Moléculaire et Cellulaire du CNRS, 67084 Strasbourg, France

Dr. Paul W. K. Rothmund

California Institute of Technology, Pasadena, CA 91125, USA

Prof. Dr. Mauro Santos

Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Bellaterra (Barcelona), Spain

Dr. Olav Schiemann

University of St. Andrews, St. Andrews, KY 169ST, United Kingdom

Prof. Dr. Harald Schwalbe

Johann-Wolfgang-Goethe-Universität, Frankfurt, 60438 Frankfurt, Germany

Prof. Dr. Georg Sczakiel

Universität zu Lübeck, 23538 Lübeck, Germany

Prof. Dr. Nadrian C. Seeman

New York University, New York, NY 10003, USA

Prof. Dr. Claus Seidel

Heinrich-Heine-Universität, Düsseldorf, 40225 Düsseldorf, Germany

Prof. Dr. Oliver Seitz

Humboldt-Universität zu Berlin, 12489 Berlin, Germany

Проф., д-р хим. наук П. В. Сергеев

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Химический факультет, 119991 Москва, Россия

Prof. Dr. Roland K. O. Sigel

Universität Zürich, 8057 Zürich, Switzerland

Prof. Dr. Snorri Thor Sigurdsson

University of Iceland, 101 Reykjavik, Iceland

Dr. Adam Silvermann

Stanford University, Stanford, CA 94305, USA

Dr. Rajesh Kumar Singh

Ernst-Moritz-Arndt-Universität, Greifswald, 17487 Greifswald, Germany

Dr. Andreas Springer

Freie Universität Berlin, 14195 Berlin, Germany

Prof. Dr. Peter Stadler

Universität Leipzig, 04107 Leipzig, Germany

Prof. Dr. Darko Stefanovic

University of New Mexico, Albuquerque, NM 87131, USA

Prof. Dr. Milan Stojanovic

Columbia University, New York, NY 10032, USA

Dr. Denise Strohbach

Ruhr-Universität Bochum, 44780 Bochum, Germany

Dr. Beatrix Süß

Johann-Wolfgang-Goethe-Universität, Frankfurt, 60438 Frankfurt, Germany

Prof. Dr. Eörs Szathmáry

Collegium Budapest, 1014 Budapest, Hungary

Dr. Stéphanie Vauléon

Ernst-Moritz-Arndt-Universität, Greifswald, 17487 Greifswald, Germany

Dr. Stefan Vörtler

Universität Bayreuth, 95447 Bayreuth, Germany,

Prof. Dr. Hans-Achim Wagenknecht

Universität Regensburg, 93053 Regensburg, Germany

Dr. Markus Wahl

Max-Planck-Institut für Biophysikalische Chemie, 37077 Göttingen, Germany

Prof. Dr. Elmar Weinhold

Rheinisch-Westfälische Technische Hochschule Aachen (RWTH), 52056 Aachen, Germany

Prof. Dr. Klaus Weisz

Ernst-Moritz-Arndt-Universität, Greifswald, 17487 Greifswald, Germany

Dr. Rüdiger Welz

Yale University, New Haven, CT 06520-8120, USA

Prof. Dr. Jesper Wengel

University of Southern Denmark, 5230 Odense, Denmark

Dr. Annegret Wilde

Humboldt-Universität zu Berlin, 10115 Berlin, Germany

Dr. Dagmar Willkomm

Philipps-Universität Marburg, 35032 Marburg, Germany

Prof. Dr. Erik Winfree

California Institute of Technology, Pasadena, CA 91125, USA

Dipl.-Chem. Jörn Wolf

Ernst-Moritz-Arndt-Universität, Greifswald, 17487 Greifswald, Germany

Prof. Dr. Ada Yonath

Weizmann Institute of Science, 76100 Rehovot, Israel

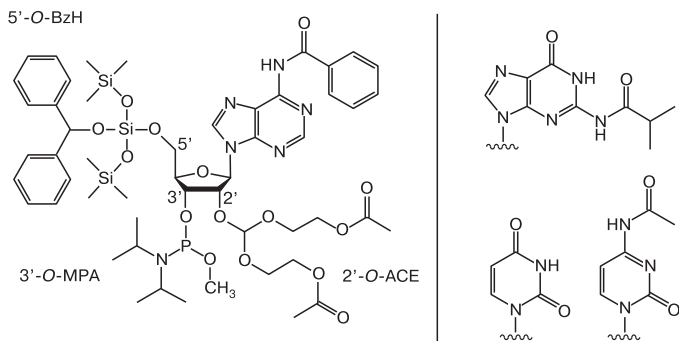
А

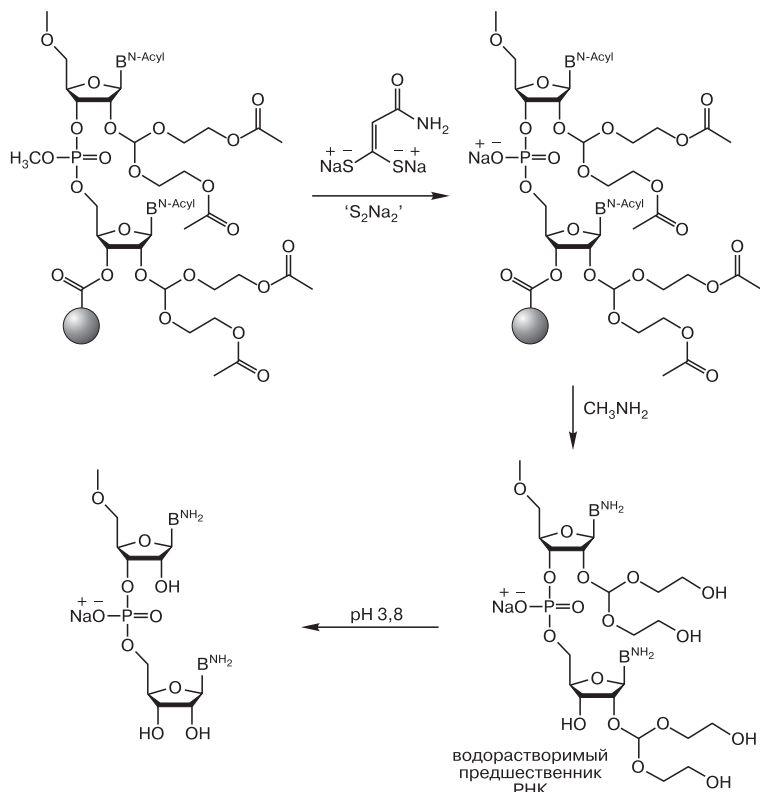
А. См. аденин, однобуквенный код.

АА-платформа. Структурный мотив в молекуле РНК, состоящий из двух последовательных остатков *аденозина*, которые расположены в одной плоскости.

АСЕ-метод. Позволяет осуществлять химический твердофазный синтез *олигорибонуклеотидов*. Назван так из-за молекулы, защищающей 2'-гидроксильную группу нуклеозида — бис(ацетоксиэтокси)метильной группы (АСЕ-группы). Этот метод был впервые предложен в 1998 г. и основан на фосфорамидитном связывании (см. *фосфорамидитный метод*) избирательно защищенных нуклеозидных блоков. Подход основан на том, что умеренно кислые водные растворы идеальны для финального удаления защитной группы с 2'-О синтезируемой РНК. Используются две ортогональные *защитные группы*: неустойчивый в растворах высокой ионной силы фторсодержащий эфир кремниевой кислоты в 5'-О-положении и неустойчивый в кислой среде ортоэфир в 2'-О-положении. Положение 3'-О модифицировано (N,N-диизопропиламино)метоксифосфинильным остатком, поскольку часто используемая цианоэтоксифосфинильная группа нестабильна в присутствии соединений фтора, необходимых при элонгации цепи. Структуры фосфорамидитных производных нуклеотидов приведены на рисунке ниже.

Синтез олигонуклеотидов протекает со скоростью около 2 нуклеотидов в минуту и выходом, превышающим 99%. После синтеза группы, защищающие фосфат, удаляют с помощью тригидрата динатриевой соли 2-карбамоил-2-цианоэтилен-1,1-дитиолатата. Этот этап несколько ограничивает спектр модификаций, которые могут быть введены в структуру олигорибонуклеотидов, по сравнению с альтернативными методами синтеза РНК (*ТОМ*, *TBDMS*), в которых такая обработка не требуется. Основные условия (40%-й водный раствор MeNH_2) приводят к высвобождению из твердой фазы и отделению ацильных защитных групп, а также (что особенно важно) ацетильных групп на 2'-ортоэфирах. Образующиеся 2'-О-бис(2-гидроксиэтокси)метильные





ортоэфиры в 10 раз менее устойчивы в кислотах, чем до удаления ацетильных групп. Для завершающего снятия защитных групп достаточно умеренно кислотных условий (pH 3,8, 30 мин, 60 °С) с последующей короткой обработкой при pH 8,7 (для усиления гидролиза промежуточных 2'-O-формильных форм). Возможность получения 2'-O-бис(2-гидроксиэтилокси)метильных производных олигорибонуклеотидов является важным достоинством метода ACE, так как эти предшественники РНК водорастворимы, доступны для анализа методом *ВЭЖХ* и при необходимости могут быть очищены. Особенно важно, что 2'-O-бис(2-гидроксиэтилокси)метильная защита нарушает *вторичную структуру*, делая РНК устойчивой к воздействию *нуклеаз* и иным видам деградации. Это облегчает работу с такими РНК и делает возможным их длительное хранение.

Для обеспечения синтеза олигорибонуклеотидов с высокими структурной однородностью, чистотой и биологической активностью строение 5'-O-силиловых эфиров и 2'-O-ортоэфиров было оптимизировано. С использованием коммерческих синтезаторов (см. *ДНК-синтезаторы*) метод ACE дает возможность рутинного получения олигорибонуклеотидов длиной до 60 пар оснований, независимо от последовательности или вторичной структуры. Метод ACE позволяет синтезировать РНК более чем 90%-й чистоты в количествах от миллиграммов до килограммов и успешно поставлен на коммерческую основу (Dharmacon Inc.).

AP-сайт. См. *сайт, лишенный основания*.

Argonaute. Основной компонент *RISC*, эффекторного комплекса при *РНК-интерференции*. У плодовой мушки известны два гомолога белков Argonaute. Ago2 ассоциируется с *малыми интерферирующими РНК* в *RISC* и осуществляет расщепление *матричной РНК* (мРНК). Ago1 ассоциируется с *микрРНК* и выполняет функцию ингибитора *трансляции* мРНК-мишени.

Nicolas Piganeau

атас-сплайсинг. Сплайсинг *интронов*, маркированных неканоническими *консенсусными последовательностями* сайтов сплайсинга. Эти «редкие» интроны были найдены в целом ряде *генов* многоклеточных организмов. Последовательности сайта сплайсинга этих интронов в основном состоят из нуклеотидных пар АТ (5'-сайт сплайсинга) и АС (3'-сайт сплайсинга), что и послужило причиной для обозначения их как атак-интронов. Так как в вырезании этих редких интронов участвует *малый ядерный рибонуклеопротеин* (мяРНП) U12 вместо обычного U2-мяРНП, они также получили название *интронов U12-типа*. Вместе с еще тремя редкими *U-мяРНП* (U11, U4атас и Uбатас) U12-мяРНП составляют *малую сплайсосому*. У позвоночных частота встречаемости интронов типа U12 составляет около 0,2% по сравнению с основными GT-АС интронами, которые сейчас чаще называют интронами U2-типа.

Bernd-Joachim Benecke

АТ-состав. Содержание пар оснований аденин-тимин в двуцепочечной молекуле нуклеиновой кислоты (см. *GC-состав*).

А-ДНК. Правозакрученная двойная спираль, стабилизированная *уотсон-криковскими парами оснований*. Это один из нескольких типов вторичных структур, которые ДНК может принимать в зависимости от внешних факторов. В отличие от В-формы А-ДНК образуется в условиях низкой относительной влажности. Данный тип двойной спирали детально охарактеризован методом рентгеноструктурного анализа. Реагенты, которые стимулируют кристаллизацию биомолекул, приводят к их дегидратации, способствуя тому, что многие ДНК в кристаллическом состоянии принимают А-форму. В А-ДНК антипараллельные полинуклеотидные цепи закручены в меньшей степени, чем в В-ДНК. На виток спирали приходится 11–12 нуклеотидных пар, что соответствует углу спирального вращения 30–32,7°. Расстояние между соседними фосфатными группами составляет 5,9 Å. Плоскости спаренных оснований отклоняются от перпендикуляра и к спиральной оси на 13–20°. Кроме того, они смещены к периферии двойной спирали, оставляя внутри полый цилиндр диаметром 3 Å и образуя глубокий большой и мелкий *малый желобки*. Ось спирали проходит через *большой желобок* и не пересекает пары оснований. В отличие от ДНК в В-форме, для которой характерны зависящие от нуклеотидной последовательности модуляции локальной структуры, нуклеотидные остатки в А-ДНК имеют одинаковые структурные черты. Однако основным различием между этими двумя формами двойных спиралей является *конформация* фуранозных циклов: в А-ДНК все они

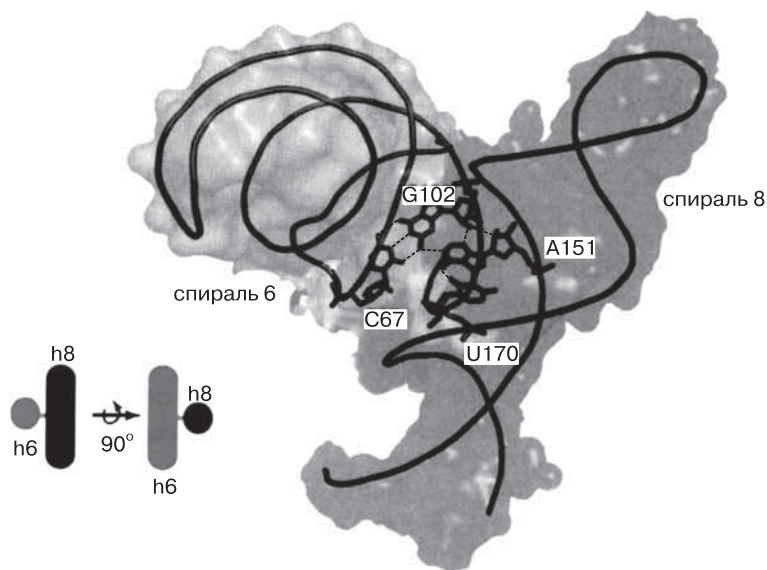
имеют СЗ'-эндо-конформацию, в то время как в В-ДНК — С2'-эндо. Кооперативный переход из В- в А-форму происходит при повышении ионной силы раствора или при понижении относительной влажности, например при добавлении спирта в водную среду. Этот переход имеет важное биологическое значение, поскольку во многих белково-нуклеиновых комплексах ДНК может находиться в А-форме. А-ДНК, близкая по своим структурным параметрам к А-РНК, является единственным представителем А-семейства. Гибридные двойные спирали ДНК–РНК также принадлежат к А-семейству и не способны переходить в формы В-семейства. Это свидетельствует о том, что структурный консерватизм РНК сохраняется даже в случае, когда одна из цепей двойной спирали — дезоксирибонуклеотидная (см. *структуры ДНК*).

Н. Г. Долиная

А-минорный мотив. Один из наиболее интересных мотивов *третичной структуры* РНК. Он встречается, например, в *молотоголовом рибозиме*, домене Р4–Р6 *интрона I группы* и в *рибосомной РНК*. Он представляет собой особую форму *взаимодействие «нуклеотид–нуклеотид»*, включающее ассоциацию между *азотистыми основаниями* и *рибозой* в составе *нуклеотида*.

Мотив состоит из одноцепочечного *аденина*, который связан *водородными связями* и *ван-дер-ваальсовыми взаимодействиями* с функциональными группами пар А–У или G–С, смотрящим в *малый желобок*. Существует два типа А-минорного мотива. В типе I аденин взаимодействует с обоими нуклеотидами пары, а в типе II — только с одним нуклеотидом из двух, образующих пару.

Boris Fürtig, Harald Schwalbe



См. рис. 1 на цветной вклейке

А-платформа. См. *АА-платформа*.

А-форма РНК. Тип двуцепочечной спиральной структуры РНК, существующей в виде *дуплекса*. *Двойная спираль* А-формы РНК сходна по параметрам с молекулой ДНК А-семейства (см. *А-ДНК*).

Sabine Müller

В

В. От англ. *base* (основание). См. *азотистое основание*, *однобуквенный код*.

ВАС. См. *бактериальная искусственная хромосома*.

bar (ген). Обуславливает устойчивость к гербициду биалафосу, исходно клонирован из *Streptomyces hygrosopicus*. Кодирован фермент фосфинотрицин-ацетилтрансферазу.

Mauro Santos

В-ДНК. Наиболее стабильная в физиологических условиях двухспиральная правозакрученная структура с *антипараллельной ориентацией цепей*, которая образуется ДНК случайной последовательности (также называемая *ютсон-криковской спиралью*). В-ДНК, вместе с С- и D- формами принадлежит В-семейству. Ось спирали в В-ДНК проходит почти через центр пар оснований (смещение пар в сторону *большого желобка* составляет $-0,2 \text{ \AA}$), которые располагаются практически перпендикулярно к оси с небольшим отрицательным наклоном -6° . *Большой и малый желобки* имеют примерно одинаковую глубину. На виток спирали в В-форме приходится 10,5 пар оснований (в растворе); в кристаллическом состоянии порядок спирали составляет 10 пар из-за ограничений, обусловленных кристаллической упаковкой. Расстояние между основаниями вдоль оси спирали составляет $3,4 \text{ \AA}$, а расстояние между фосфатными группами одной цепи — 7 \AA . Для В-ДНК характерна систематическая модуляция структуры, зависящая от нуклеотидной последовательности, которая включает изменение углов *спирального вращения* и *крена* пар оснований, а также вариации в значениях торсионных углов *сахарофосфатного остова*. Преобладающая конформация фуранозного цикла — С2'-эндо или близкая к ней С3'-экзо. В-форма двойной спирали является основной биологически значимой *вторичной структурой ДНК*, которая сохраняется и тогда, когда ДНК обвивает гистоновый кор нуклеосом.

Н. Г. Долинная

В-хромосомы. Небольшие *хромосомы* в ядрах некоторых эукариотических организмов, не имеющие гомологов среди нормальных (А) хромосом. В-х. считаются паразитическими элементами, которые наследуются не по менделевским законам и накапливаются в потомстве их носителей.

Mauro Santos

[. . .]

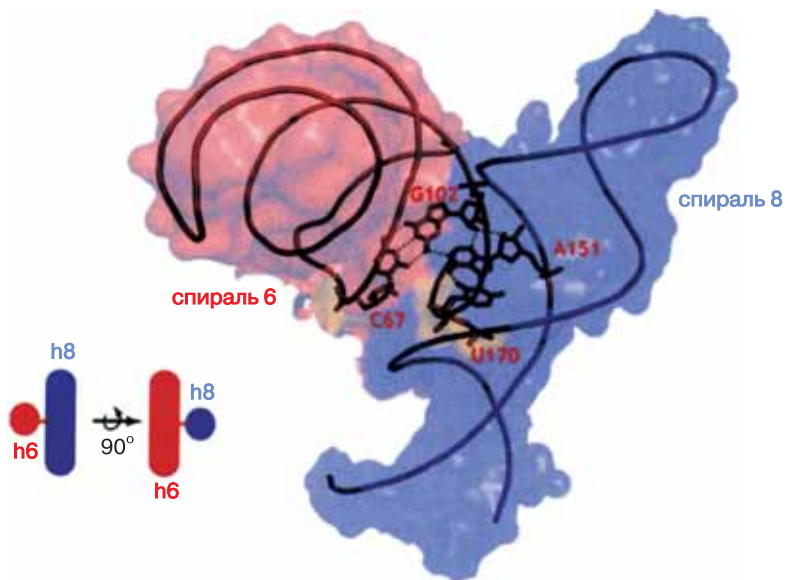


Рис. 1. А-минорный мотив в молекуле 16S рРНК. Показано, каким образом А-минорный мотив II типа способствует упаковке спиралей h8 (показана синим) и h6 (показана красным); нуклеотиды, участвующие в третичном взаимодействии, выделены оранжевым. Нуклеотид A151 образует А-минорный мотив II типа путем взаимодействия с парой G102-C67; дополнительно показано хугстиновское взаимодействие A151 с U170

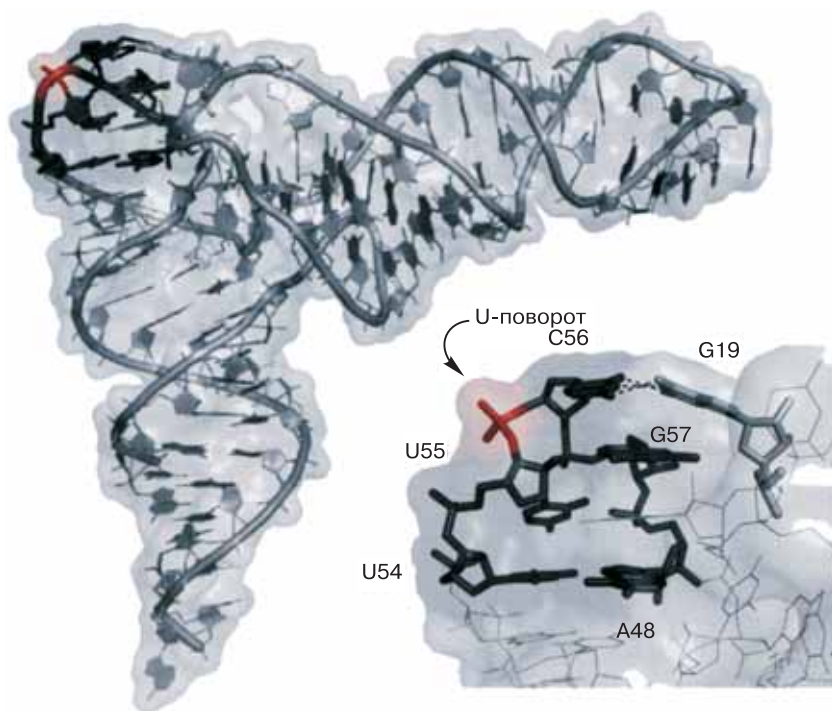


Рис. II. U-поворот в молекуле тРНК^{Phe} (4TRA). Нуклеотиды, образующие мотив U-поворота, выделены черным. В каркасной модели поворот в направлении цепи вокруг фосфатной группы остова выделен красным. *Слева* — вся молекула; антикодоновая петля обращена вправо, ССА-«хвост» — вниз. *Справа* — увеличенное изображение U-поворота, который в молекуле тРНК^{Phe} определяет дальнейшее взаимодействие между нуклеотидами C56 и G19

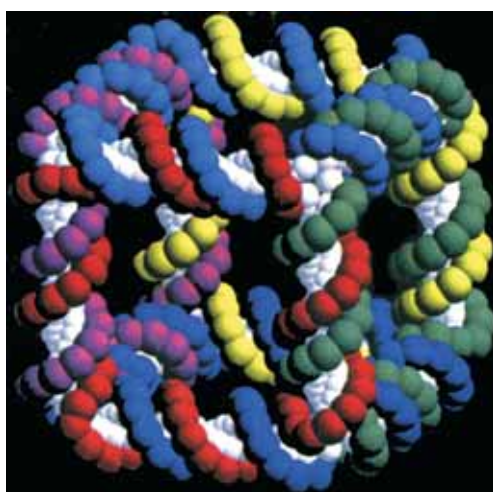


Рис. III. Наноконструкция на основе ДНК: ДНК, образующая куб

[. . .]



Мюллер Сабина, профессор, с 2006 г. заведующий кафедрой биоорганической химии Грайфсвальдского университета (Германия). Окончила Университет Гумбольдта в Берлине, получила степень доктора в 1994 г. Затем стажировалась в Кембридже (Великобритания) вместе с Майклом Дж. Гейтом, по окончании стажировки – руководитель научной группы в Университете Гумбольдта, затем – профессор биоорганической химии в Рурском университете Бохума.

Эта книга может служить хорошим проводником в труднопреодолимых джунглях информации о нуклеиновых кислотах. Здесь собраны знания о нуклеиновых кислотах из аналитической химии, биохимии, генетики, молекулярной медицины, нанотехнологии, супрамолекулярной химии, химического синтеза, теоретической и структурной биологии. Описаны новейшие сведения о рибозимах, РНК-интерференции, малых некодирующих РНК, олигонуклеотидах как лекарственных средствах нового поколения и многое другое.

Более 1500 статей охватывают практически все тематически важные соединения, концепции, термины и определения, связанные с нуклеиновыми кислотами, методы исследования и приемы работы в биохимической лаборатории. Очень поможет читателю множество перекрестных ссылок.

Нуклеиновым кислотам уделяется особое внимание в самых разных областях науки; они являются важным инструментом при исследованиях в биологии, биохимии и медицине (например, с целью разработки лекарств, методов медицинской диагностики с применением нерадиоактивных меток).

Для научных сотрудников (в том числе в смежных областях), а также студентов вузов, аспирантов и преподавателей.